

EUG. WARMING'S LEHRBUCH DER ÖKOLOGISCHEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Dritte umgearbeitete Auflage

von

Eug. Warming
Prof., Dr. phil.
København

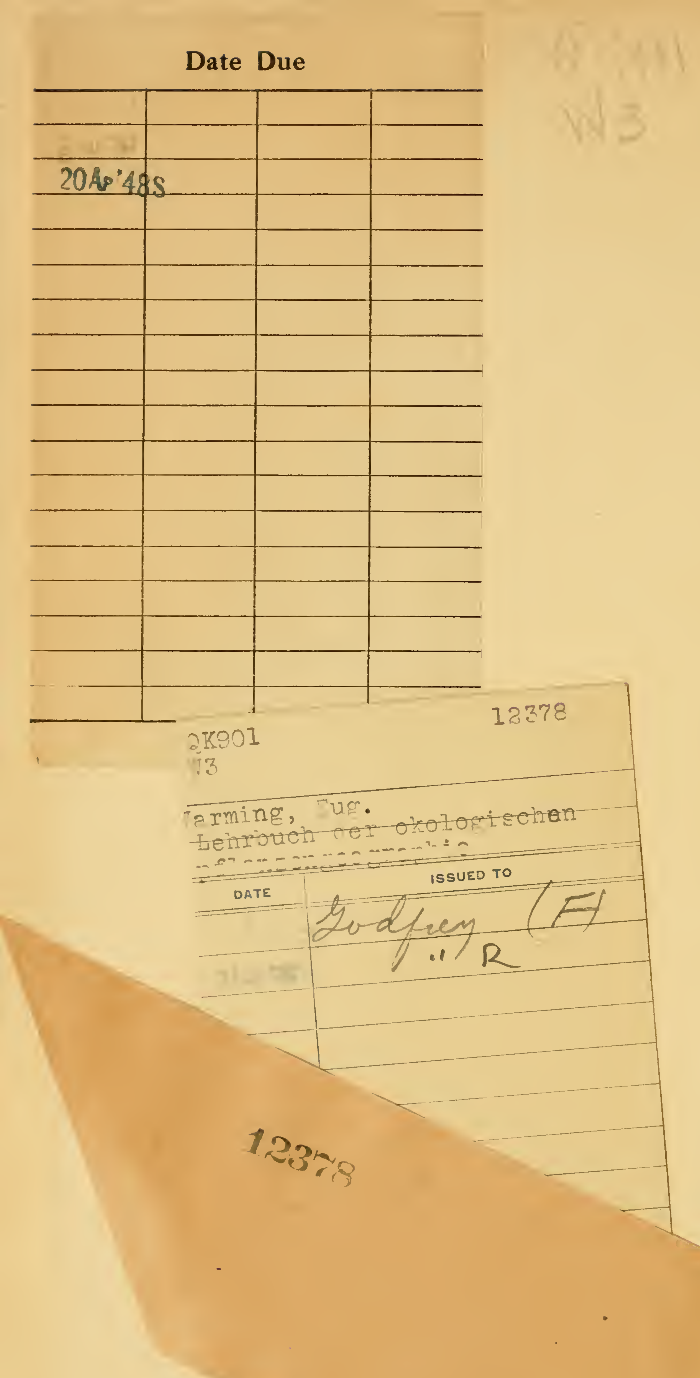
und

P. Graebner
Prof., Dr. phil.
Berlin-Lichterfelde

Erste Lieferung

Bogen 1—5

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1914



Date Due

20Ap'48S			

DATE	ISSUED TO
	Godfrey (F) R

Soeben erschien: *November 1914*

EUG. WARMING'S LEHRBUCH DER ÖKOLOGISCHEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Dritte umgearbeitete Auflage

von

Eug. Warming und P. Graebner

Prof., Dr. phil. Kopenhagen

Prof., Dr. phil. Berlin-Lichterfelde

Mit zahlreichen Illustrationen und Tafeln

Das Werk erscheint zunächst in Lieferungen.
Der Subskriptionspreis von Liefg. 1 beträgt 4 M.
Die Preise der weiteren Lieferungen werden je nach Umfang und Tafelzahl berechnet; sie halten sich in der gleichen Höhe des Preises der ersten Lieferung. — Nach Erscheinen der letzten Lieferung tritt Preiserhöhung für das abgeschlossene Werk ein.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Im Jahre 1895 erschien in Dänemark Eugenius Warmings Plantesamfund. Trotzdem dieses Werk in der im internationalen Verkehr weniger gebrauchten dänischen Sprache geschrieben war, erregte es in den botanischen Kreisen der ganzen Welt berechtigtes Aufsehen. War es doch das erste Mal, daß die Errungenschaften der Pflanzenanatomie und -physiologie auf die Pflanzengeographie Anwendung fanden, daß die beiden großen Zweige der Botanik, die Systematik mit der Pflanzengeographie und die Pflanzenphysiologie mit der -anatomie, die sich lange Zeit mindestens ziemlich fremd gegenüberstanden, miteinander verknüpft wurden und zwar in einer Weise, die reiche Erfolge für die praktische Nutzbarmachung der Wissenschaft versprach.

Mit der dem Verfasser eigenen Gewissenhaftigkeit und seiner großen Belesenheit fand sich in dem Buche eine erschöpfende Übersicht über die damals vorhandene Litteratur, und die klare jedermann verständliche Einteilung und Fassung des Stoffes ließ es von Anfang an sicher erscheinen, daß das Werk einen großen Einfluß auf die Weiterentwicklung der Pflanzengeographie haben würde. Der Erfolg blieb denn auch nicht aus. Bald nach dem Erscheinen schwoll die Litteratur auf dem Gebiete der Pflanzenökologie ganz ungeheuer an. Überall regte es sich in dem Bestreben, die vorhandenen Lücken in dem neuen Wissenszweige auszufüllen.

In der Litteratur aller Länder der Erde füllen seitdem die Fortschritte der ökologischen Forschung dicke Bände. Außer den beiden Auflagen der deutschen Übersetzung, die jetzt vergriffen sind, erschien (unter Warmings Aufsicht) eine bedeutend erweiterte englische Ausgabe.

Schimpers Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage brachte neben einer Reihe von neuen Ideen und Gesichtspunkten zahlreiche sehr schöne Abbildungen. Es ist vielfach der Wunsch geäußert worden, auch den „Warming“ illustriert zu sehen, und die Verlagsbuchhandlung hat sich deshalb entschlossen, diesem nachzugeben und die dritte Auflage mit vielen Abbildungen herauszugeben. Professor Eug. Warming hat seine ganze Zeit und sein großes Wissen in aufopferndster Weise in den Dienst des Werkes gestellt und so ist mit Sicherheit zu erwarten, daß ein allgemein interessierendes mustergültiges Werk zustandekommen wird.



Bambusbestand



Verlandender See mit den Faulschlammbänken, dem Rohrgrasbestande und dem Erlenring



Teich mit der Lotusblume *(Nelumbrum)*

Tiefe. — Die Wärmekapazität des Sandbodens bei Potsdam betrug für die Schicht von 5—35 cm im Winter 0,43 g Kalorien und liegt in den anderen Jahreszeiten um 0,01—0,02 unter dem Jahresmittel von 0,4. — Für klimatologische Betrachtungen spielen daher die Schwankungen der Wärmekapazität eine geringere Rolle als der Wechsel zwischen Ein- und Ausstrahlung und als die Struktur des Sandbodens. Bis zu mindestens 20 cm Tiefe ist Temperaturfortpflanzung durch Konvektion zu berücksichtigen; sie bewirkt u. a., daß sich bei warmem, trockenem Wetter die Eintrittszeiten der Temperaturextreme in 20 cm Tiefe verfrühen.

Über die Beziehungen zwischen dem täglichen Gang der Temperatur an der Bodenoberfläche und den untersten Luftschichten hat neuerdings Kretzer[1]) umfangreiche Untersuchungen angestellt und die Werte aus verschiedenen Erdteilen miteinander verglichen. Die Hauptresultate sind etwa folgende: Der tägliche Gang der Temperatur der untersten Luftschichten wird in erster Linie von dem täglichen Gang der Temperatur an der Erdoberfläche bestimmt. Dieser Einfluß ruft eine Verzögerung des Eintritts der Maximaltemperatur in der Luft gegen den Eintritt des Höchstwertes der Temperatur an der Erdoberfläche hervor. Der Boden erwärmt sich stärker als die Luft, die von ihm erst ihre Wärme empfängt. Infolge von intensiver Ausstrahlung nach Sonnenuntergang erkaltet der Boden nachts und besonders im Winter stärker als die Luft. Diese Verhältnisse sind als für Landstationen normal anzusehen. — Seestationen haben in Meeresströmungen und Winden bestimmende Faktoren für die tägliche Temperaturschwankung in der Luft und an der Erdoberfläche. Zu allen Jahreszeiten lassen sich bei diesen Stationen Einflüsse des nahen Meeres nachweisen, welche die Wirkung der täglichen Periode der Temperatur an der Erdoberfläche auf die Lufttemperatur zu verdecken vermögen.

Welch ungeheuren Einfluß die Erwärmung der oberen Bodenschichten und namentlich die geringere Abkühlung des Nachts besonders in den Übergangsjahreszeiten hat, zeigen die Versuche mit „Bodenheizung“[2]). — Über die Einflüsse der Bodenwärme auf die Zuckerrübenkultur berichtete Kassner[3]).

Die Temperatur des Bodens kann in Wüsten außerordentlich hoch steigen. Bonnet beobachtete im Wüstensande zwischen niedrigen Pflanzen + 59°, während die Lufttemperatur 33° war, Peschuel-Lösche in Loango 75—82° (vergl. darüber auch S. 33). Neuerdings sind über diese Dinge zahlreiche Abhandlungen erschienen. — Marloth fand den Steinboden in der Karroo zeitweise so heiß, daß man ihn kaum berühren konnte: ein auf den Boden gelegtes Thermometer stieg schnell auf 60°.

[1]) Kretzer 1912.

[2]) Mehner, H. 1906 a. a. O.

[3]) Kassner 1896.



Aufbau einer Polsterpflanze *(Silene acaulis)*

Eisanhang auf den Gehölzen der Dünen an der Ostküste (Kolberg)
nach einer Sturmflut (1913)

Einleitung

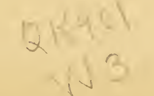
Floristische und ökologische Pflanzengeographie

Die Aufgabe der Pflanzengeographie ist, uns über die Verteilung der Pflanzen auf der Erde, sowie über die Gründe und die Gesetze dieser Verteilung zu belehren. Diese kann von zwei verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden, nach denen man die Pflanzengeographie in die floristische und die ökologische teilen kann, die jedoch nur zwei verschiedene Richtungen derselben Wissenschaft sind, viele Berührungspunkte haben und an gewissen Punkten ineinander übergehen.

I. Die **floristische Pflanzengeographie** hat folgende Aufgaben. Die erste und leichteste ist, von den auf größeren oder kleineren Gebieten wachsenden Arten Listen, eine „Flora", herzustellen; diese Listen sind ein unentbehrliches Rohmaterial. Der nächste Schritt ist die Einteilung der Erdoberfläche in natürliche floristische Gebiete (Florenreiche usw.)[1] nach ihrer Verwandtschaft, d. h. nach der Menge von gemeinsamen Arten, Gattungen und Familien. Der floristische Charakter eines Gebietes hängt von seinem Platze auf der Erde ab. Ferner sind die Florenreiche in natürliche Gebiete, Regionen und Bezirke einzuteilen und diese Gebiete zu kennzeichnen; man hat die Grenzen für die Verbreitung der Arten, Gattungen, Familien (deren Habitatio oder Wohngebiet, Area), ihre Verteilung und ihre Dichtigkeit des Vorkommens in verschiedenen Ländern, den Endemismus, das Verhältnis der Inselfloren zu den Floren der Festländer, das der Gebirgsfloren zu denen der Tiefländer u. v. a. festzustellen.

Der denkende Forscher wird bei der einfachen Feststellung von Tatsachen nicht stehen bleiben; er sucht nach den Gründen, weshalb alle diese Beziehungen gerade so sind, wie sie sind. Diese Gründe können teils gegenwärtige (geognostische, topographische, klimatische), teils historische Verhältnisse sein. Die Grenzen einer Art können nämlich auf den Bedingungen der Gegenwart beruhen, auf den Schranken,

[1]) Engler 1899; Drude 1884, 1886—87, 1890.



welche Gebirge und Meere, Boden und klimatische Verhältnisse in der Gegenwart ihrer Verbreitung setzen, aber auch auf den geohistorischen oder den geologischen und den klimatischen Verhältnissen lange verflossener Zeiten und auf der ganzen Entwicklungsgeschichte der Art, den Stellen ihres Vorkommens, auf ihren Wanderungsmitteln und ihrer Wanderungsfähigkeit. Ferner sind die Fragen nach den Entwicklungszentren, nach dem Ursprung und dem Alter der Arten und Gattungen u.v.a. zu behandeln; und dahinter liegt die Frage nach der Entstehung der Arten (Genetische Pflanzengeographie; siehe Schröter 1913).

So wird Dänemarks noch nicht geschriebene floristische Pflanzengeographie zur Aufgabe haben, folgendes zu untersuchen: Die Verbreitung der vorkommenden Arten, ihre Verteilung im Lande, Dänemarks Einteilung in natürliche floristische Bezirke, Dänemark als floristischen Teil eines größeren natürlichen Gebietes oder seine floristische Verwandtschaft mit Skandinavien, Deutschland usw., die Fragen, wann und woher die Arten nach der Eiszeit einwanderten, die Wege ihrer Wanderungen und ihre Wanderungsmittel, die Frage nach Reliktenpflanzen, die Frage, ob neue Formen sich gebildet haben u. v. a.[1]).

II. Die **ökologische Pflanzengeographie** hat ganz andere Aufgaben; sie belehrt uns darüber, wie die Pflanzen und die **Pflanzenvereine** ihre Gestalt, ihre Haushaltung und ihre Verteilung auf der Erde nach den auf sie einwirkenden Faktoren, z. B. nach der ihnen zur Verfügung stehenden Menge von Wärme, Licht, Nahrung, Wasser u. a. einrichten[2]).

Ein flüchtiger Blick zeigt, daß die Arten über das ganze Gebiet ihrer Verbreitung keineswegs gleichmäßig verteilt sind, sondern sich in „Gesellschaften“ oder „Vereinen“, Assoziationen, mit sehr verschiedener Physiognomie gruppieren.

Die erste und leichteste Aufgabe ist, zu ermitteln, welche Arten an den gleichartigen Standorten (Stationes, Habitats) vereinigt sind. Dieses ist eine einfache Feststellung oder Beschreibung von Tatsachen.

Eine andere, auch nicht schwierige Aufgabe ist, die Physiognomie der Vegetation und der Landschaft zu schildern, eine Aufgabe, der sich besonders in allerneuester Zeit zahlreiche Forscher zugewandt haben.

---

[1]) Ein Entwurf zu Beantwortung dieser Fragen findet sich: Warming 1904.

Mit den übrigens interessanten und weitreichenden Aufgaben der floristischen Pflanzengeographie haben wir uns hier nicht zu befassen. Diese ist besonders von Wahlenberg, Schouw, Alph. de Candolle, Jos. Hooker, Grisebach, Ascherson, Engler, Drude und Hemsley behandelt worden.

[2]) Als Ökologie (οἶκος Haus, Haushaltung, λόγος Lehre) hat Haeckel (Generelle Morphologie der Organismen, 1866) die Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen zur Außenwelt bezeichnet. Reiter gebrauchte den Ausdruck etwa in demselben Sinne, indem er ihn in die Botanik einführte (1885; siehe Mac Millan 1897). Vergl. auch Goebel 1879, Spalding 1909.

Die nächste und sehr schwierige Aufgabe ist die Beantwortung der Fragen: Weshalb schließen sich die Arten zu bestimmten „Gesellschaften“, Assoziationen zusammen und weshalb haben diese die Physiognomie, die sie besitzen?

Dadurch kommen wir zu den Fragen nach der Haushaltung der Pflanzen, nach ihren Anforderungen an die Lebensbedingungen, zu den Fragen, wie sie die äußeren Bedingungen ausnutzen und wie sie in ihrem äußeren und ihrem inneren Bau und ihrer Physiognomie angepaßt sind, und kommen zunächst zur Betrachtung der Lebensformen.

Schließlich begegnen wir auch hier der Frage nach der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenvereine, — ein Zweig der genetischen Pflanzengeographie.

Auf die Wichtigkeit physiologischer Experimente für die Pflanzengeographie macht neuerdings Massart[1]) aufmerksam.

Die ökologische Pflanzengeographie muß folgendes behandeln:

A. Der Standort

Die Faktoren der Außenwelt, die in der Haushaltung der Pflanzen eine Rolle spielen. Bei pflanzenökologischen Studien muß dann zuerst der Standort (Statio; Habitat) studiert werden, weil sein physikalisches und chemisches Verhalten die Grundlage sowohl für das Gedeihen der einzelnen Pflanzengestalten, als für die Verschiedenheiten der Pflanzenvereine darbieten. Der Charakter des Standorts wird durch die Kombination aller an ihm wirkenden Faktoren hervorrufen.

Die Faktoren und ihre Wirkungen werden im 1. Abschnitte (I, II, III) behandelt. Die verschiedenen Faktoren müssen jeder für sich behandelt werden, obgleich dieses ein Übelstand ist, teils weil sie nie einzeln, sondern meist zu vielen vereint wirken, teils weil wir keineswegs überall darüber im klaren sind, was dem einen oder was dem andern zuzuschreiben sei. Man kann sie mit Schouw in unmittelbar und in mittelbar wirkende Faktoren einteilen.

I. **klimatische Faktoren** sind die in großer Ausdehnung wirkenden Faktoren, weil sie an den Umlauf der Erde um die Sonne und an die geographische Breite gebunden sind: 1. Zusammensetzung der Luft, 2. Licht, 3. Wärme, 4. Niederschläge, 5. Luftfeuchtigkeit und 6. Luftbewegungen.

Diese werden im 1. Abschnitte Kap. 1—5 besprochen. — Alle gehören zu den unmittelbar wirkenden Faktoren.

II. **edaphische Faktoren**[2]), die innerhalb eines kleineren Rahmens, mehr örtlich, wirken, namentlich die chemische und die physikalische Natur des Bodens.

[1]) Massart 1912.

[2]) Dieser Name wurde 1898 von Schimper eingeführt (ἔδαφος Erdboden).

Während das Klima eine sehr große Rolle für den Charakter der Flora eines größeren Gebietes spielt, sind die edaphischen Faktoren äußerst wichtig für die Entstehung und Begrenzung bestimmter Vereine.

Die edaphischen Faktoren sind zweierlei Art, und zwar a) diejenigen, welche den festen Erdboden, und b) die, die das Wasser betreffen.

a) **Fester Erdboden**, dieses sind: 6. die Beschaffenheit des Nährbodens, ferner 7. der Bau, 8. die Luft, 9. das Wasser, 10. die Wärme, 11. die Mächtigkeit, 12. die Nahrung, 13. die Arten des Bodens und hieran schließt sich 14. die Frage nach seinem chemischen und seinem physikalischen Einflusse u. a.

Diese Faktoren werden im 1. Abschnitte Kap. 6—14 besprochen und gehören zu den unmittelbar wirkenden Faktoren.

Es ist noch zurzeit in vielen Fällen ganz unmöglich in jedem einzelnen Falle bestimmt zu sagen, welche Faktoren bei den verschiedenen Vereinsbildungen sich kombinieren und welcher resp. welche von ihnen etwa von ausschlaggebender Bedeutung für die Bildung des betreffenden Vereines sind. Was die Sache schwierig macht ist, daß klimatische und edaphische Faktoren einander ersetzen oder ergänzen können.

Mittelbar wirkende Faktoren des Erdbodens sind:

Das Relief der Erdoberfläche, die Gestaltung der Länder und der Meere, die Höhe über dem Meere, die geographische Breite sowie andere eingreifende und modifizierende Faktoren. Die Kap. 15—19 behandeln: 15. Der Kampf der Arten untereinander, 16. die Wirkungen einer leblosen Decke über der Vegetation, 17. die Wirkungen einer lebenden Decke, 18. die Arbeit der Tiere und der Pflanzen im Boden, 19. einige orographische u. a. Verhältnisse[1]).

b) Das **Wasser als Standort.** Luft, Licht, Wärme, Nährstoffe, Bewegungen, Farbe des Wassers. Die anatomischen usw. Anpassungserscheinungen der Wasserpflanzen im 2. Abschnitt.

Biotische Faktoren sind solche, deren Wirkung gerade durch das Zusammenleben der Pflanzen resp. durch ihre gegenseitigen Konkurrenzkämpfe hervorgerufen wird. Besonders sind es die klimatischen Verhältnisse, wie sie durch die verschiedenen Wirkungen von Luft, Licht, Wärme, Feuchtigkeit zustande kommen, welche durch sie im kleinen geändert werden.

Sie werden teilweise im 3. bis 5. Abschnitt besprochen.

---

[1]) Näheres hierüber wird man bei Sachsse, Dehérain, Vallot, Ramann, Drude, Graebner, Schimper, Clements u. a. finden.

B. Die Lebensformen

Die Einwirkungen der verschiedenen Faktoren auf den äußeren und inneren Bau der Pflanzen, auf ihre Lebensdauer usw. ist der zweite umfassende Gegenstand ökologischer Forschung. Dieses führt uns zum Studium der Lebensformen und der Physiognomie der Pflanzen[1]).

Jede Art muß im äußeren und im inneren Bau mit den Naturverhältnissen, worunter sie lebt, im Einklange sein, und kann sie sich, wenn sich jene ändern, ihnen nicht anpassen, so wird sie von anderen Arten verdrängt werden oder ganz zugrunde gehen. Es ist daher eine der wichtigsten und ersten Aufgaben der ökologischen Pflanzengeographie: die Epharmonie[2]) der Art, die man ihre Lebensform (growth form, forme biologique) nennen kann, zu verstehen. Diese zeigt sich besonders in der Tracht und in der Gestalt und Dauer der Ernährungsorgane (im Bau des Laubblattes und des ganzen Laubsprosses, in der Lebensdauer des Individuums usw.: Autökologie[3]), weniger in denen der Fortpflanzungsorgane. Diese Aufgabe führt tief in morphologische, anatomische[4]) und physiologische Studien ein; sie ist sehr schwierig, aber sehr anziehend; sie kann noch in wenig Fällen befriedigend gelöst werden, aber die Zukunft gehört ihr. Bei ihr stoßen wir auch auf die Frage nach dem Ursprunge der verschiedenen Arten.

Was die Aufgabe sehr erschwert, ist z. B. der Umstand, daß es neben der gestaltenden Fähigkeit der vielen äußeren Faktoren und neben der Anpassung der Arten an diese, bei jeder Art bestimmte, natürliche erbliche Anlagen gibt, die aus ~~inneren,~~ unbekannten Ursachen Gestalten hervorbringen, welche wir zu den umgebenden Naturverhältnissen, jedenfalls zu den gegenwärtigen, in gar keine Beziehung bringen können und daher gar nicht verstehen. Diese nach der natürlichen Verwandtschaft verschiedenen inneren Anlagen bringen es mit sich, daß die Entwicklung der Arten unter der Einwirkung derselben Faktoren auf ganz

[1]) Vergl. darüber auch W. Lange, Gartengestaltung der Neuzeit, 3. Aufl.

[2]) Vesque bezeichnet (1882) „L'épharmonie" als „l'état de la plante adaptée" und „Epharmose" als die allmähliche Anpassung der pflanzlichen Formenkreise resp. ihrer einzelnen Organe an neue Lebenslagen, also an verschiedene Standorte (Pflanzenvereine) und abweichende Klimate.

[3]) Schröter, vergl. Flahault u. Schröter 1910.

[4]) Die Anatomie der Pflanzen ist in neuerer Zeit, namentlich durch Haberlandt und seine Schüler, in der Richtung gefördert worden, daß die Abhängigkeit zwischen dem innern Bau und den Lebensbedingungen der Umgebung in den Vordergrund gerückt wurde. Duval Jouve betonte schon 1875: „L'objet de la présente étude est de constater les principales dispositions des tissus dans les feuilles des Graminées, et de déterminer, autant que possible, le rapport de certaines dispositions avec les fonctions imposées par le milieu".

verschiedenen Wegen zu demselben Ziele führen kann. Während sich z. B. eine Art an trockene Standorte durch eine dichte Haarbekleidung anpaßt, kann eine andere unter denselben Verhältnissen kein einziges Haar hervorbringen[1]), sondern zieht es z. B. vor, sich mit einer Wachsschicht zu bedecken oder ihre Laubblätter zu reduzieren und mit dem Äußeren der Stammsucculenten aufzutreten, oder wird in ihrer Entwicklung ephemer.

Einerseits haben in den wenigsten Familien der Blütenpflanzen die verschiedenen Arten dieselbe Lebensform, d. h. im Einklange mit denselben Lebensbedingungen im ganzen denselben Habitus, gleiche Anpassungen und Lebenserscheinungen angenommen (Beisp.: *Nymphaeaceae*). In der Regel weichen die verschiedenen Mitglieder einer Familie stark voneinander ab, sowohl in der Gestalt als in den Anforderungen an die Lebensbedingungen. Anderseits können Arten aus systematisch sehr verschiedenen Familien einander in den Formenverhältnissen des Ernährungsprozesses höchst auffallend ähnlich sein (epharmotische Konvergenz). Ein gutes Beispiel für solche „biologischen“ Charaktere bieten Kakteen, die kaktusähnlichen Euphorbien und die kaktusähnlichen Stapelien; sie liefern ein vortreffliches Beispiel für eine gemeinsame, sehr kennzeichnende Lebensform, die besonders deutlich an bestimmte Lebensbedingungen angepaßt ist und bei drei systematisch weit getrennten Familien auftritt. Dasselbe trifft für die den *Nymphaeaceae* so täuschend ähnliche Hydrocharitacee *Hydrocharis*, die Gentianacee *Limnanthemum* usw. zu.

Was hier Lebensform genannt wird, entspricht ungefähr dem Begriffe Vegetationsform einiger Pflanzengeographen. Der Ausdruck ist von Grisebach eingeführt worden und wird in der Litteratur oft verschieden gebraucht.

Eine Betrachtung der im Laufe der Zeit aufgestellten Übersichten (bisweilen sogar „Systeme“ genannt) über die Lebensformen wird diesen Begriff weiter erläutern. Hierüber, sowie über die Grundformen des Lebens und ihre Anpassungen vergl. den 2. Abschnitt.

C. Das Zusammenleben der Pflanzen und die Pflanzenvereine

Die nächste Aufgabe der ökologischen Pflanzengeographie ist, die in der Natur vorkommenden Vereine zu untersuchen, welche meist viele Arten mit äußerst verschiedener Lebensform enthalten.

Bestimmte Arten schließen sich zu natürlichen Vereinen zusammen, d. h. zu solchen Vereinigungen, die uns mit derselben Zusammensetzung von Lebensformen und mit demselben Äußeren oft oder öfter begegnen (Pflanzenformationen). Beispiele für Pflanzenvereine sind eine Wiese

[1]) Vesque 1883, 1884; Volkens 1884, 1887.

in Norddeutschland oder in Dänemark mit allen ihren Gräsern und Stauden, oder ein Buchenwald auf Seeland, in Jütland oder in Norddeutschland, der von der Rotbuche und allen Arten, die sie zu begleiten pflegen, gebildet wird. Arten, die einen Verein bilden, müssen entweder dieselbe Haushaltung führen, ungefähr dieselben Anforderungen an die Natur des Standortes (Nahrung, Licht, Feuchtigkeit usw.) stellen, oder die eine Art muß in ihrem Leben so von der anderen abhängen, daß sie bei dieser findet, was ihr nützt, vielleicht sogar am besten dienlich ist (Beisp.: *Oxalis Acetosella* und zahllose Saprophyten im Schatten der Buchen und auf deren humosem Waldboden); es muß eine Art Symbiose oder Syntrophie zwischen diesen Arten bestehen (vergl. auch 3. Abschnitt, Ungleiche Kommensalen).

Oft findet man sogar, wie bei dem eben erwähnten Buchenwald, daß die im Schatten und Schutze anderer Arten wachsenden Pflanzen aus den verschiedensten Familien untereinander ganz ähnliche Lebensformen zeigen, die von denen der oft gleichfalls untereinander übereinstimmenden Waldbäume sehr wesentlich abweichen[1], so z. B. die ähnlichen Rot- und Weißbuchen mit den chlorophyllosen Saprophyten *Neottia* (Orchidacee), *Lathraea* und *Monotropa* (Pirolacee).

Die ökologische Pflanzengeographie soll darüber Rechenschaft ablegen, welche natürlichen Vereine vorkommen, welche Haushaltung sie kennzeichnet und weshalb Arten mit verschiedener Haushaltung so eng verknüpft sein können, wie es oft der Fall ist. Sie muß also das Verständnis der physikalischen u. a. Eigentümlichkeiten der Standorte zur Grundlage haben.

Die ökologische Analyse eines Pflanzenvereins führt zur Unterscheidung der ihn zusammensetzenden Lebensformen als seiner letzten Glieder. Aus dem über die Lebensformen Gesagten geht hervor, daß sich Arten mit sehr verschiedener Physiognomie sehr wohl in demselben natürlichen Vereine zusammenfinden können. Da außerdem, wie angeführt, nicht nur Arten, die eine ganz verschiedene Physiognomie haben, sondern auch eine ganz verschiedene Haushaltung führen, verbunden sein können, so müssen wir erwarten, sowohl einen großen Formenreichtum als verwickelte Wechselverhältnisse zwischen den Arten eines natürlichen Vereines finden zu können; man erinnere sich z. B. an die reichste aller Vereinsformen, an den tropischen Regenwald. Auch muß bemerkt werden, daß ein Pflanzenverein zu verschiedenen Jahreszeiten eine sehr verschiedene Physiognomie haben kann, indem ein gewisser Kreislauf der sich nacheinander entwickelnden Arten stattfindet.

Eine besonders auffällige Tatsache ist das Auftreten so sehr ähnlicher Lebensformen in scheinbar in ihren Lebensbedingungen so sehr

[1]) Warming 1901.

verschiedenen Vereinen, wie es etwa unser Buchenwald und die südeuropäische und orientalische Steppe sind. In beiden finden wir in großem Prozentsatz ausdauernde Kräuter mit nur sehr kurzer Frühjahrsentwicklung, die also den größten Teil des Jahres nur unterirdisch leben. In unserem Buchenwalde sind es die weißen und gelben Anemonen (*A. nemorosa*, *A. ranunculoides*), der Aronsstab (*Arum maculatum*), die *Corydallis*-(Lerchensporn-)Arten u. a., deren oberirdische Teile mit dem Beginn des Sommers bereits verschwinden. Auf der sonnendurchglühten Steppe verhalten sich zahlreiche Pflanzen (*Hyacinthus*, *Muscari*, *Crocus*, *Iris*) genau ebenso. Das Gemeinsame, dem sich beide Bewohner so verschiedener Vereine angepaßt haben, ist, daß zur Sommerhöhe beiden das nötige Wasser fehlt. Im Buchenwalde leiden zur Trockenzeit alle Kräuter, da die den Boden durchwurzelnden Bäume alles verfügbare Wasser entziehen, auf der Steppe herrscht zu gleicher Zeit absoluter Wassermangel[1]).

Ferner ist es leicht verständlich, daß man dieselbe Vereinsform in sehr verschiedenen Ländern, aber mit einem ganz verschiedenen floristischen Inhalte wiederfinden kann (verschiedene „Assoziationen" derselben „Formation"). Wiesen in Nordamerika und in Europa, oder der tropische Wald in Afrika und der in Ostindien können dieselbe Totalphysiognomie, denselben Inhalt von Lebensformen zeigen und dieselbe natürliche Vereinsform (Formation) sein, sind aber natürlich in den Arten äußerst verschieden, womit kleinere physiognomische Formenunterschiede einhergehen. Dasselbe gilt für die verschiedenen Höhenzonen der Gebirge. Als einer der bemerkenswertesten Fälle sei hier das Vorkommen eines unseren Heiden physiognomisch und sicher auch ökologisch sehr ähnlichen Vereins auf den hohen Anden Südamerikas erwähnt, an dessen Zusammensetzung unsern Heidebewohnern in der Tracht äußerst ähnliche Pflanzen aus den Familien der *Valerianaceae* u. a. sogar der *Melastomataceae* beteiligt sind. Die Sammlungen von Ule und Weberbauer haben sehr absonderliche Formen gebracht[2]).

Es muß hinzugefügt werden, daß die verschiedenen Vereine selbstverständlich fast nie einander scharf abgegrenzt gegenüber stehen. Wie es in Boden, Feuchtigkeit u. a. Lebensbedingungen die allmählichsten Übergänge gibt, so gibt es auch solche zwischen den Pflanzenvereinen. Hierzu kommt, daß viele Arten in sehr verschiedenen Vereinen auftreten, *Linnaea borealis* z. B. wächst nicht nur in Nadelwäldern, sondern auch in Birkenwäldern, sogar hoch über der Baumgrenze auf den Fjelden in Norwegen, oder auf den Felsenfluren von Grönland (Warming). Es scheint, daß verschiedene Kombinationen von Faktoren einander ersetzen

---

[1]) Graebner 1990, 1910 c.

[2]) Ule 1908; Weberbauer 1911.

und ungefähr dieselben Vereine hervorbringen können, oder jedenfalls derselben Art in gleich hohem Grade zusagen, daß z. B. feuchtes Klima den Waldschatten trockener Klimate oft vollständig ersetzt, oder daß Wurzelkonkurrenz ähnliche Wirkungen wie klimatische Trockenzeiten ausübt (vergl. S. 8).

Es ist einleuchtend, daß alle diese Umstände sehr große Schwierigkeiten für die richtige wissenschaftliche Auffassung, die Begrenzung, die Kennzeichnung und die Anordnung der Vereine in über- und untergeordnetem Grade mit sich führen, besonders auf dem gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnisse, wo wir die Lebensformen und die Vereinsformen gerade erst zu erforschen begonnen haben, wo unendlich viel unbekannt ist. Eine andere Schwierigkeit ist, für die mehr oder weniger umfassenden, über- oder untergeordneten Pflanzenvereine, die auf der Erde vorkommen und den Landschaften ganz verschiedene Physiognomien verleihen, treffende Namen zu finden und die Bedeutung der floristischen Unterschiede richtig zu würdigen.

Die Lehre von den Assoziationen und den Formationen der Erde (die Synökologie nach Schröter) wird im 3. bis 4. Abschnitte besprochen.

D. Genetische Pflanzenökologie

Zuletzt muß der Kampf zwischen den verschiedenen Pflanzenvereinen besprochen werden. „Das Nebeneinander (ökologisch) verwandter Formen ist oft nur ein Konkurrenzkampf" oder absolute Abhängigkeit. Dieses wird im 5. Abschnitte behandelt.

An den einzelnen Standorten wird die Entwicklungsgeschichte, Abstammungsgeschichte und genetische Verbindung zwischen den verschiedenen Vereinen eines Landes oder einer Gegend aufzuklären sein.

Namentlich amerikanische Forscher (Clements, Cowles u. a.) haben bei der Behandlung der ökologischen Pflanzengeographie großes Gewicht auf den Wechsel der Pflanzenvereine gelegt, auf die Folge eines nach dem andern („Succession"). Die Beständigkeit der einzelnen Vereine ist sehr verschieden. Während z. B. die Heide, deren Hauptbestandteil *Calluna* ist, anscheinend viele Generationen hintereinander auf demselben Gelände wachsen kann, werden manche bestandbildende Gewächse, auch Waldbäume, schnell „bodenmüde", d. h. an ihre Stelle müssen nach einigen Generationen andere Arten treten. Aber auch Änderungen des Wasserstandes, Erosionsvorgänge können starke Veränderungen bringen[1]).

[1]) Graebner 1910 a, b.

Erster Abschnitt

Der Standort (Statio, Habitat) Die ökologischen Faktoren und ihre Wirkungen

I. Klimatische Faktoren

1. Kap. **Die Zusammensetzung der Luft**

Indem wir vorläufig von der sehr wechselnden Feuchtigkeitsmenge der Luft sowie von den verschiedenen Niederschlägen absehen, haben wir hier nur die Gase zu behandeln und zwar namentlich die beiden, die in dem Pflanzenleben eine größere Rolle spielen, Sauerstoff und Kohlensäure. Obgleich die relative Menge beider, besonders die der Kohlensäure, je nach Ort und Zeit verschieden ist, scheinen diese Unterschiede doch für die Verteilung und die Form der Vegetation ganz unwesentlich zu sein, weil diese Gase in verhältnismäßig unbegrenzter Menge überall vorkommen. Sogar die Luft in den Wäldern stimmt mit der außerhalb der Wälder wesentlich überein. Wagner[1]) hat die Ansicht ausgesprochen, daß, da die Dichte der Luft mit der Höhe über dem Meere abnimmt, die Luft in den Hochgebirgen relativ weniger Kohlensäure als tiefer unten enthielte; und er meint, daß die Pflanzen der Hochgebirge deshalb einen loseren Blattbau und dadurch einen kräftigeren Assimilationsapparat erhalten hätten, um den geringeren Kohlensäurezutritt aufzuwiegen. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, ob dieses richtig sei. Die Kohlensäuremenge in den höheren Luftschichten ist noch sehr strittig; während sie nach einigen mit zunehmender Höhe über dem Meere abnimmt, fanden andere sie (z. B. auf dem Pic du Midi) gleich der Menge an der Meeresoberfläche; die von Nansen aus den inneren Hochländern Grönlands (ca. 2700 m) entnommenen Proben zeigten eine eben so große oder eine etwas größere Menge als in niedrigerem

[1]) Wagner 1892.

Niveau[1]). Ferner sei darauf hingewiesen, daß Polarpflanzen aus dem Tieflande im ganzen fast denselben Bau zu haben scheinen, wie die Hochgebirgspflanzen derselben Species.

Von anderen Bestandteilen der Atmosphäre wirken, außer den an die Menschenvereine gebundenen Kohlenteilchen und den aus Fabriken und Vulkanen stammenden Ausdünstungen, wesentlich nur Salzteilchen in der Luft der Meeresküsten auf die Pflanzen. Die Einwirkungen starker Rauchentwicklung in großen Städten, bei Fabrikanlagen und Eisenbahnen sind indessen oft sehr erheblich. Sie machen sich im wesentlichen durch das gänzliche Fehlen der Flechten und das Kränkeln fast aller Koniferen (wohl infolge des Einflusses der schwefligen Säure) bemerkbar[2]).

Das letztgenannte Gas wirkt auch in geringen Mengen außerordentlich schädlich[3]); so fand Morren, daß sich die charakteristischen Vergiftungserscheinungen an den Blättern bereits zeigten, wenn die Luft nur $^1/_{50000}$ ihres Volumens an schwefliger Säure enthielt, ja nach Schröder wirkt schon $^1/_{1000000}$ schädlich, sobald die Einwirkung längere Zeit dauert. Auch Leuchtgas wirkt auf die Dauer selbst in ganz geringen Mengen schädlich.

Der Salzgehalt der Luft wird an den Meeresküsten oft mit für das Zurückweichen des Baumwuchses hinter die Außenstreifen verantwortlich gemacht (vergl. Luftbewegungen; Kap. 5).

Wohl die einschneidendste pflanzengeographische Wirkung der Luftzusammensetzung ist im Wasser zu finden. Der Artenreichtum und auch die produzierte Stoffmenge hängt zweifellos im wesentlichen mit dem großen oder geringen Sauerstoffgehalt des Wassers zusammen, je sauerstoffreicher das Wasser ist, desto lebhafter die Vegetation[4]). Säure Gewässer oder solche, die zeitweise durch die Sonne usw. stark erwärmt werden, dann auch die armen (und zugleich sauren) Gewässer der Heide resp. der Hochmoore, sind oft sehr sauerstoff- und daher auch vegetationsarm. Über das Wasser als Standort vergl. III.

2. Kap. **Licht**

Die Bedeutung des Lichtes für die Vegetation ist sehr groß; es ist ein ausgeprägter geographischer Faktor, dessen Stärke nach Jahreszeit, geographischer Breite und Höhe über dem Meere verschieden ist. Es ist für die Lebensformen und die Vereine nicht minder wichtig als für

---

[1]) Vergl. Palmquist.

[2]) Sorauer 1909; Haselhoff u. Lindau 1903.

[3]) Morren 1866; Schröder 1872.

[4]) Vergl. auch Correns 1892; Buchenau; Focke.

deren lokale Verteilung. Nach Wiesner hat das direkte Sonnenlicht (außer in den polaren und den alpinen Gegenden) weniger Bedeutung als das zerstreute Licht[1]). Die Veränderungen der Lichtstärke und der Beleuchtungsdauer haben einen wesentlichen Einfluß.

Erstere wird meist durch ihre Einwirkung auf Silbersalze usw. gemessen, wobei allerdings zu beachten ist, daß diese gerade durch die violetten und ultravioletten Strahlen am stärksten verändert werden, während die auf das menschliche Auge und für die Assimilation besonders wirksamen gelben und roten Strahlen die Platte wenig schwärzen[2]).

Der von K. J. V. Steenstrup[3]) konstruierte Lichtmesser besteht aus einer Glasröhre, in welcher lichtempfindliches photographisches Papier unter dünnem Pauspapier angebracht worden ist. Das Pauspapier wird in gleichbreite (20 mm), aber ungleichlange (bis 20 cm die längsten) Streifen geschnitten; diese Streifen werden übereinander gelegt, stufenweise geordnet, so daß das Ganze successive dicker wird, mehr Schichten umfaßt; am dicken Ende werden sie durch Gummi vereinigt. Unter diesem Paket von Papierstreifen wird das lichtempfindliche Papier dem Lichte ausgesetzt. Je stärker das Licht, durch desto mehr Schichten vermag es zu dringen und desto größere Abschnitte vom Papier zu schwärzen. Auf dem Papier kann man also die ganze Wirkung des Lichtes z. B. während eines ganzen Tages ablesen und mit anderen Tagen oder Tageszeiten vergleichen. Das Instrument läßt sich überall im Freien anbringen, selbst ins Wasser versenken. Fig. 1, 2.

Bunsen und Roscoe stellten einen Normalton (1 Teil Lampenruß auf 1000 Teile Zinkoxyd) und ein lichtempfindliches Normalpapier her. Als Einheit, 1,000 resp. 1000, wurde die Lichtmenge genommen, die das Normalpapier in 1 Sekunde auf den Normalton färbte. Die Zahlen der zu messenden Lichtintensität ergaben sich durch den Bruch, der durch den Normalton 1 dividiert durch die Zahl der Sekunden bis er erreicht wurde, entsteht; braucht das Papier also 3 Sekunden, so ist der Bruch $^1/_3$ = 333. — Wiesner hat nun diese Methode für die Abmessung des wirklichen Lichtgenusses einer Pflanze am Standort verwertet. Er maß zunächst das Gesamtlicht im Freien und dann das der Pflanze wirklich zukommende Licht (im Schatten usw.) und dividierte dann den ersten Wert I durch den zweiten 1, wodurch die relative Menge sich ergab.

Durch zahlreiche Versuche kommt Wiesner zu dem Resultat, daß, je wärmer die Jahreszeit ist, desto niedriger das Minimum des relativen

---

[1]) Unter den neueren Arbeiten über die Lichtwirkung auf die Pflanzen haben wegen ihres umfassenden Materials keine die Bedeutung der von Wiesner 1876 (a), 1876 (b), 1893, 1895 (b), 1898, 1900, 1904, 1905, 1907.

[2]) Wiesner a. a. O.

[3]) K. J. V. Steenstrup 1901.

und absoluten Lichtgenusses für eine Pflanze liegt; je kälter es also ist, desto mehr bedeutet das wirksame Licht einen Wärmegewinn. Je mehr wir uns also den Polen und den Gipfeln hoher Gebirge nähern,

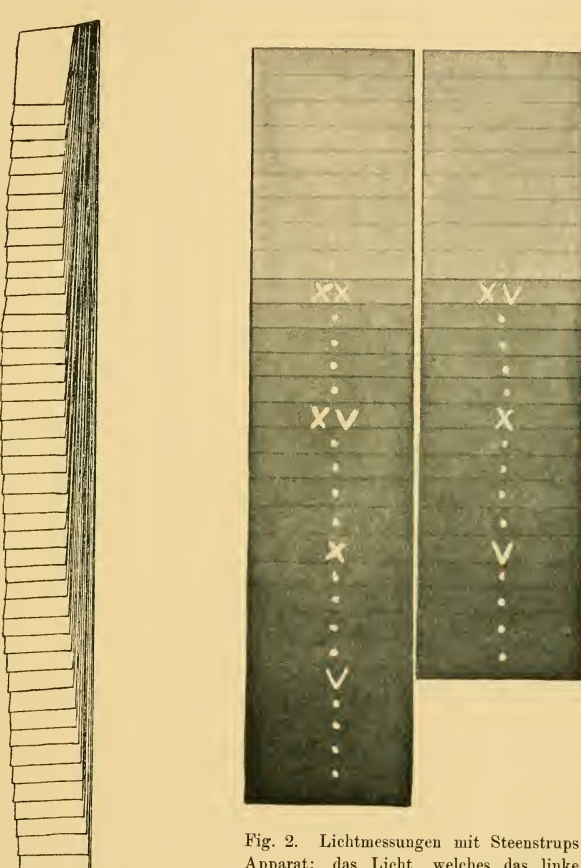


Fig. 1.
Steenstrups Lichtmesser.

Fig. 2. Lichtmessungen mit Steenstrups Apparat; das Licht, welches das linke Papier färbte war um $^1/_3$ stärker als das des rechten. Links ist die Schicht XX genau so stark gefärbt wie rechts die Schicht XV.

desto mehr muß sich das Lichtbedürfnis der Pflanzen steigern, besonders natürlich in den im Sommer so lange belichteten hohen Breiten. So fand Wiesner, daß das Lichtbedürfnis bei *Betula nana* sich in der Nähe

der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes nicht langsam, sondern rapid steigert, die Pflanzen werden in ihrem Lichtbedürfnis immer weniger plastisch. Vergleicht man die Tageslichtsummen an der Adventsbay auf Spitzbergen zu Anfang August mit der von Wien Anfang Februar oder Anfang November, also zu Zeiten, wo an beiden Orten die Sonne etwa gleich hoch steht, so ist die Gesamtsumme des Tageslichts an der Adventsbay 2,5 mal so groß als in Wien[1]).

Rübel[2]) hat in seiner vortrefflichen Monographie des Berninagebietes auch alle klimatischen Faktoren gemessen und gibt umfangreiche Tabellen. Namentlich während der Wintermonate ist die Gesamtlichtmenge in den Höhen sehr groß; gegen Wien, wo sie von Dezember bis Februar etwa 2081 beträgt, maß er auf dem Bernina-Hospiz 5724 (darunter 1440 Lichtsumme des direkten Lichtes), ein Beweis für die starke Wirkung der Insolation der Höhe. Nach Niederschlägen ist die Intensität des Lichtes höher als nach einer Reihe von Tagen mit schönem Wetter. Je höher man steigt, desto erheblicher ist der Unterschied an verschieden geneigten Abhängen, besonders natürlich zwischen Süd und Nord.

Das Licht hat Bedeutung: 1. Für die Ernährung. Ohne Licht keine Chlorophyllbildung und daher keine Kohlensäure-Assimilation, kein Leben auf der Erde. Von einem gewissen (nach den Arten verschiedenen) Minimum ab wächst die Assimilation mit wachsender Lichtstärke, bis ein Optimum erreicht wird. Zu starkes Licht wirkt schädlich[3]). 2. Durch die Erzeugung von Wärme. Jede der starken Sonnenbeleuchtung ausgesetzte Pflanze hat eine erheblich höhere Temperatur als die umgebende Luft, während beschattete Teile durch die Strahlung und die Verdunstungskühle kühler werden als die Luft. 3. Für die Transpiration, indem ein Teil der Lichtstrahlen in der Pflanze in Wärme umgesetzt wird, die die Transpiration befördert. Auch hier muß sicher ein gewisses Optimum angenommen werden, dessen Lage gleichfalls nach den Arten verschieden ist und meist nicht mit dem Optimum für die Ernährung zusammenfällt[4]). Gegen zu starke Verdunstung richtet sich die Pflanze in verschiedener Weise. 4. Durch die Beeinflussung des Wachstums und der Bewegungserscheinungen. Die Lage der Laubblätter und fast alle anderen Lebenserscheinungen und Lebensprozesse werden durch das Licht beeinflußt, wobei wieder die Zusammensetzung des Lichtes je nach der Menge der vorhandenen kurz- und langwelligen Strahlen von großer Wichtigkeit ist (vorwiegend bedeckter,

[1]) Wiesner a. a. O.; Engler 1914; Kluyver 1913.
[2]) Rübel 1912.
[3]) Wiesner 1876 b und anderswo.
[4]) Sachs 1865.

klarer usw. Himmel)[1]. 5. Bedeutung des Lichtes für die Verteilung der Pflanzen. Von der Erdoberfläche, im großen betrachtet, ist kaum ein Teil wegen unzureichenden Lichtes davon ausgeschlossen, Pflanzen zu tragen; denn obgleich das Licht zu gewissen Jahreszeiten zu schwach sein kann (z. B. in der Polarnacht), wird es zu anderen Zeiten stark genug sein, um Leben hervorzurufen. Gehen wir jedoch in die Tiefe, sowohl in der Erde als im Wasser, so hört das ans Licht gebundene Leben bald auf, und nur einige der am niedrigsten stehenden Pflanzen gehen tief hinab.

Die **Lichtstärke** hat für die Verteilung der Arten und für den Individuenreichtum der Vereine eine große Bedeutung. Bei ungenügender Beleuchtung gedeihen die Pflanzen schlecht, verkümmern oder sterben. Bekannt ist der Unterschied zwischen Licht- und Schattenpflanzen, z. B. in Wäldern[2]. Stebler und Volkart[3]) haben in der Schweiz vergleichende Messungen der Intensität des Lichtes unter Bäumen gemacht, ebenso Untersuchungen über das für Wiesenpflanzen erforderliche Licht. Danach teilen die beiden Forscher die Pflanzen in lichtbedürftige, lichtliebende, indifferente, lichtmeidende und lichtfürchtende Arten ein. Je nach diesen Eigentümlichkeiten ist die Verteilung der Arten an den verschiedenen Standorten wechselnd. In den Polarländern ruft sicher besonders die Beschaffenheit der Wolkendecke (die Anzahl der Sonnentage und die Häufigkeit von Wolken und Nebeln) den von vielen Reisenden erwähnten Gegensatz zwischen der reichen Flora und Vegetation im Inneren der Fjorde und der dürftigen draußen an den äußersten Küsten sowie auf den Inseln des Schärengebietes hervor[4]).

Hesselman[5]) zeigt den großen Unterschied in der Vegetation in höheren Breiten selbst an sanftgeneigten Abhängen. Während ein Abhang nach Süden noch niedrigen Wald tragen kann, kann der sonst ganz gleichartige danebenliegende, der nach Norden geneigt ist, typische Tundravegetation besitzen.

Daß Lichtstärke und Lichtfarbe bei der Verteilung der Wasserpflanzen in der Tiefe eine Rolle spielen, wird bei der Wasserpflanzenvegetation behandelt werden (III).

Die Entwicklung der Pflanzen hängt nicht nur von der Lichtstärke, sondern auch von der Dauer der Beleuchtung ab. Wie stark

---

[1]) Wiesner 1894 c; Kissling 1895; Sachs 1865; Graebner 1910, S. 186 ff. u. a. Leonh. Weber 1893.

[2]) Hesselman 1904.

[3]) Stebler und Volkhart 1904.

[4]) Vergl. z. B. Nathorst 1883 über Spitzbergen, Hartz 1895 über Ostgrönland.

[5]) Hesselman 1905.

dieser Einfluß ist, beweisen Versuche, die Kjellman[1]) in Nordsibirien an *Cochlearia fenestrata* anstellte, indem er 5 Wochen lang einen Teil der Keimpflanzen der vollen Tagesbeleuchtung aussetzte, einen andern Teil aber nur 12 Stunden belichtete, während der übrigen Zeit künstlich verdunkelte. Es ergab sich als Resultat, daß die während der ganzen Zeit belichteten doppelt soviel wogen als die übrigen. — Auf der andern Seite hat Bonnier[2]) die Wirkungen der Dauerbestrahlung bei elektrischem Lichte untersucht; er fand u. a. einen viel größeren Reichtum an Chlorophyll; in der Innenrinde, in den Markstrahlen und im Mark selbst, wo doch sonst kein Blattgrün gebildet zu werden pflegt, fand sich solches vor. Wenn sich die Gerste in Finnland oder im nördlichen Norwegen in 89 Tagen, von dem Tage der Aussaat gerechnet, zur Reife entwickeln kann, aber in Schonen zu derselben Arbeit 100 Tage braucht, trotz der höheren Wärme und des stärkeren Lichtes, so muß der Grund teilweise der sein, daß dort die lange Beleuchtung die Stoffbildung befördert. Die periodischen Lebensäußerungen der Pflanze treten im Norden im Sommer wegen der längeren Beleuchtungszeit viel schneller ein, als im Frühjahr. Nach Arnell vergehen, damit das Blühen der Pflanzen von Schonen aus einen Breitegrad nördlich fortschreite, im April 4,3 Tage, im Mai 2,3 Tage, im Juni 1,5 und im Juli 0,5 Tage.

Theoretisch ist doch am Äquator das Licht über das ganze Jahr gleichmäßig (12 Stunden Tag und 12 Stunden Nacht) verteilt, während nach den Polen die Tageslänge im Sommer immer mehr zunimmt, so daß an den Polen selbst 6 Monate Tag (in Wirklichkeit natürlich mehr) und 6 Monate Nacht wären. Zwischen beiden Extremen würde sich die Belichtung etwa folgendermaßen verteilen[3]):

Breite	längster Tag				kürzester Tag			
30°	13	Stunden	56	Minuten	10	Stunden	4	Minuten
40°	14	„	51	„	9	„	9	„
50°	16	„	9	„	7	„	51	„
60°	18	„	30	„	5	„	30	„
66½°	24	„	—	„	0	„	0	„

Schübeler[4]) zog aus der Entwicklungsbeschleunigung von Kulturpflanzen (Getreide usw.), die aus dem Süden nach Christiania gebracht waren, den Schluß, daß die Pflanzen Veränderungen („Naturgesetzen")

[1]) Kjellman 1884.
[2]) Bonnier 1894.
[3]) Schimper 1898; Graebner 1910 c.
[4]) Schübeler 1886—88.



Fig. 3. *Silene acaulis*, $^1/_8$ natürl. Größe. Turner Sund; Ende Juli. Die Südseite des Polsters ist mit Blüten und Knospen bedeckt, während die Nordseite vom Winde abgetötet ist (wenige Blätter von *Polygonum viviparum*). Phot. Chr. Kruuse.

unterworfen seien, die direkte Anpassungserscheinungen wären. Wille[1]) weist nun aber darauf hin, daß Schübeler seine Versuche zufällig in einigen besonders warmen Sommern gemacht hat und daß derselbe auch die Intensität und Länge der Belichtung, sowie deren Wirkung nicht berechnen konnte.

Arnold Engler[2]) hat im Gegensatze zu den Annahmen Schübelers nachgewiesen, daß die Eigenschaften gewisser Formen von Nadelbäumen (*Pinus silvestris* usw.) aus höheren oder niederen Gebirgslagen sich in der Nachkommenschaft oft außerordentlich lange erhalten, wenn sie nicht durch Bastardierung verwischt werden. Dieselbe Erfahrung, sehr mangelhafte Anpassung an unsere klimatischen Verhältnisse, haben unsere Forstleute mit der Einführung fremder Gehölzsamen unserer heimischen Arten gemacht.

Belaubung und Blühen hängen von der Lichtstärke ab. Die gegen die Lichtquelle gewandte Seite eines Baumes belaubt sich oft vor der abgewandten: man kann sich brasilianische *Ficus*-Bäume auf der Nordseite belauben sehen, während die Südseite noch blattlos ist[3]); die Rasen von *Silene acaulis* sind in den arktischen Ländern oft auf der Südseite mit Blüten geschmückt, die zugleich südlich gerichtet sind, während die Nordseite blütenlos ist[4]). Der Unterschied zwischen Nord- und Südseiten der Eisenbahndämme beruht auch auf der Verschiedenheit der Lichtstärke und derjenigen ökologischen Faktoren, welche damit in Verbindung stehen (Erwärmung, Trockenheit des Bodens).

Die **Pflanzenformen** werden von der Lichtstärke und der Lichtrichtung in hohem Grade beeinflußt.

Die Wirkungen des zu schwachen Lichtes sieht man nicht nur bei den Erscheinungen der Etiolierung, die eigentlich nur Krankheitszustände sind, sondern auch bei den gesunden, normalen Individuen. Hierfür können die Waldbäume vorzügliche Beispiele liefern.

Erstens hängt die Lebenszeit der Zweige teilweise von der Lichtstärke ab. Der Schatten der jüngeren Zweige behindert die Assimilationsarbeit in den Blättern der älteren, und macht dadurch an denselben die normale Entwicklung der Knospen und das Ausreifen des Holzes unmöglich, welches dann wenig widerstandsfähig gegen Fröste ist. Die Zweige sterben ab, werden spröde und brechen infolge von Stürmen und ihrer Schwere zuletzt ab; wegen jener Behinderung sind Bäume und Sträucher in ihrem Inneren blattlos. Eine freistehende Fichte ist

---

[1]) Wille 1905, 1913.

[2]) Arnold Engler 1913.

[3]) Warming 1892.

[4]) Rosenvinge 1889—90; Stefánsson 1894; Hartz u. Kruuse 1911; vergl. Fig. 3.

kegelförmig und trägt von oben bis unten Äste, während die in einem dichten Walde stehende wegen des Beleuchtungsunterschiedes nur eine kleine grüne Krone hat und im übrigen astlos oder mit blattlosen toten Ästen bedeckt ist; freistehende Laubbäume, wie Rotbuche Eiche u. a., haben eine volle eiförmige Krone, aber die in dichtem Bestande wachsenden eine kleine Krone mit aufwärts gerichteten Ästen[1]) (Fig. 4).

Zweitens spielt das Verhältnis zum Lichte **bei den Kämpfen der Bäume** untereinander eine wichtige Rolle, wenn sie in Gesellschaft wachsen. Die Waldbäume können in solche eingeteilt werden, die



Fig. 4. Buchen. Links freistehendes Exemplar, in der Mitte ein solches vom Waldrande, das rechte mitten im Walde gewachsen. (Nach Vaupell; Warming-Johanssen.)

a) viel Licht fordern und nur wenig Schatten ertragen (Lichtbäume) und in solche, die
b) sich umgekehrt mit weniger Licht begnügen und mehr Schatten ertragen können (Schattenbäume).

Die Gründe für diese Verschiedenheiten müssen zunächst in den spezifischen Eigentümlichkeiten des Chlorophylls gesucht werden, dann in der verschiedenen Architektonik der Arten (Sproßbau, Blattstellung, Blattform). Ordnet man unsere nordeuropäischen Waldbäume nach dem Lichtbedürfnis, welches sie zeigen, wenn sie als gleichaltrige Bäume miteinander kämpfen, und stellt man die, die am meisten Licht bedürfen, voran, so erhält man ungefähr folgende Reihen:

[1]) Vergl. Vaupell 1863; Boysen Jensen 1910.

1. Lärche, Birke, Zitterpappel, Schwarzerle.
2. *Pinus silvestris*, *P. strobus*, Esche, Eiche, Ulme, *Acer pseudoplatanus*.
3. *Pinus montana*, Fichte, Linde, Weißbuche, Rotbuche, Weißtanne.

Bemerkenswert und biologisch wichtig ist es, daß fast alle Bäume in ihrer ersten Jugend mehr Schatten ertragen können als später. Diese Eigenschaft ist deshalb besonders wichtig, weil sie die Gehölze befähigt, als „Unterholz“ lange im Schatten ihrer Erzeuger zu gedeihen, so daß sie bei deren Absterben sofort an ihre Stelle treten können. Ferner sei bemerkt, daß die Fähigkeit, Schatten zu ertragen, von der Fruchtbarkeit und dem Luftgehalt des Bodens beeinflußt wird.

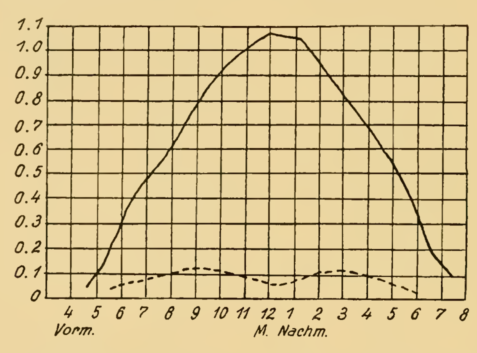


Fig. 5. Stündliche Lichtintensität. *Ailantus*. Obere Kurve außerhalb, untere innerhalb der Krone (Juni). (Nach Zon und Graves.)

Wiesner berechnete z. B. Ende März die Gesamtintensität des Lichtes an einem sonnigen Tage in der Nähe von Wien auf 0,712, 100 Schritt vom Rande eines noch unbelaubten Waldes 0,355, die im Baumschatten 0,166. An einem anderen Tage betrug bei einer Gesamtintensität von 0,666 die im Schatten einer 8 m hohen fast bis unten beästeten Fichte nur noch 0,021. Bei einer Gesamtintensität von 0,5 (Mai) maß er an Kronen von Roßkastanien 0,07, im Schatten des dichten Bestandes nur 0,017, also nur $^1/_{29}$ der Gesamtintensität. Lichtintensitätskurven an den Baumkronen geben Zon und Graves[1]) (Fig. 5, 6).

Je nach der Stellung der Blätter und Zweige der Bäume wird das den Erdboden erreichende Licht im wesentlichen nur geschwächt, oder es wird stark gebrochen resp. zersetzt (starke Vernichtung der kurzwelligen Strahlen s. S. 12), letzteres z. B. im Buchenwald, dessen

[1]) Zon und Graves 1911.

belaubte Kronen nur wenig direkte Strahlen durchlassen wegen der ineinander fahrenden Zweige. Die Eigentümlichkeit so vieler Waldbodenpflanzen, daß sie blaugrüne bis bläuliche oder bläulich schillernde Blätter besitzen, dürfte als Einrichtung eines Farbenfilters in dem an kurzwelligen Strahlen armen Licht zu deuten sein[1]).

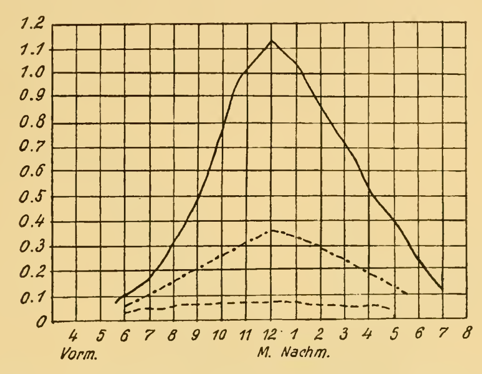


Fig. 6. Stündliche Lichtintensität. *Robinia pseudacacia.* Obere Kurve außerhalb, mittlere innerhalb einer lichten, untere innerhalb einer dichten Krone. (Nach Zon und Graves.)

Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen

Zwischen sonnenliebenden und schattenliebenden (heliophilen [resp. photophilen] und heliophoben [resp. sciophilen]) Pflanzen bestehen große Unterschiede, sowohl in der äußeren Form als im anatomischen Bau.

1. Starkes Licht hemmt das Wachstum des Sprosses; daher sind die Sonnenpflanzen oft kurzgliedrig und kompakt, die Schattenpflanzen gestrecktgliedrig; die Waldbodenarten sind zum großen Teil hohe und langstengelige Arten. Die Blätter der Sonnenpflanzen sind oft klein, schmal, linealisch oder von ähnlicher Form, aber die der Schattenpflanzen unter denselben Verhältnissen groß und breit, sowie im Verhältnis zur Länge relativ breiter[2]); die Blätter von *Maianthemum bifolium* erreichen in der Sonne kaum $^1/_3$ der Größe, die sie im Schatten erlangen[3]), ebenso die Blättchen von *Asplenum trichomanes* u. a. (Fig. 7).

Die Blätter vieler Arten (bes. Kulturpflanzen) werden in nördlichen Gegenden größer als unter geringerer Breite, und dieses ist vermutlich

[1]) Graebner 1910.
[2]) Warming 1901.
[3]) Kissling 1895; Warming 1901.

der langen Dauer des schwächeren Lichtes zuzuschreiben. So verschwinden in den Gärten der Westküste Norwegens z. B. die Blüten von *Tropaeolum majus* fast ganz unter der Masse der großen Laubblätter[1]).

2. Intensives Licht zersetzt das Chlorophyll. Um das letztere vor Zerstörung zu schützen, finden sich mannigfache Einrichtungen an den Pflanzen, die als Schutzmittel gedeutet werden[2]), so z. B.

a) Die Blätter der Sonnenpflanzen sind oft gefaltet (Gräser, Palmen, *Pandanus* u. a.), oder kraus und buckelig (*Myrtus bullata*), während

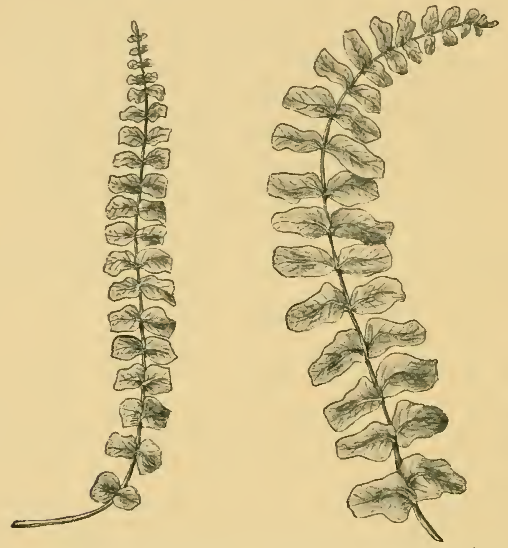


Fig. 7. Blätter von *Asplenum trichomanes*, links in der Sonne, rechts im Schatten gewachsen. (Nach Lämmermayr.)

die der Schattenpflanzen flach und glatt sind; die trockenen und heißen Gegenden Westindiens bieten hierfür viele Beispiele[3]).

b) Die Richtung der Blätter ist verschieden. Die Blätter können durch kleine Unterschiede der Beleuchtung beeinflußt werden und danach die besten Richtungsverhältnisse wählen. Die Blätter der Lichtpflanzen stehen oft steil aufwärts oder sogar fast senkrecht (z. B. *Lactuca scariola* Fig. 8, 9 an sonnigen Stellen und andere Kompaß-

[1]) Bonnier u. Flahault 1878, Schübeler 1886—88, Graebner 1902 und andere.

[2]) Wiesner 1876, b.

[3]) Johow 1884.

pflanzen)[1]), oder sie hängen hinab namentlich in der Jugend (*Mangifera Indica* u. a. Tropenpflanzen), während die der Schattenpflanzen wagerecht ausgebreitet sind, was wir z. B. bei den Dikotylen unserer Buchenwälder sehen. Bei den Sonnenpflanzen treffen die Sonnenstrahlen oft die Blätter unter spitzen Winkeln und kommen daher nicht zur vollen Wirkung, während das gedämpfte Licht der Wälder die Blätter der Schattenpflanzen unter rechtem Winkel trifft. Oft wird bei den dikotylen Schattenpflanzen Blattmosaik[2]) gebildet, indem sich große und kleine Blätter, ihre Zwischenräume ausnutzend, zusammenfügen (*Fagus*, *Trapa* usw., dann *Trientalis*, *Mercurialis* und eine Reihe anderer Waldbodenpflanzen). Bei Pflanzen mit nadelförmigen und linealischen

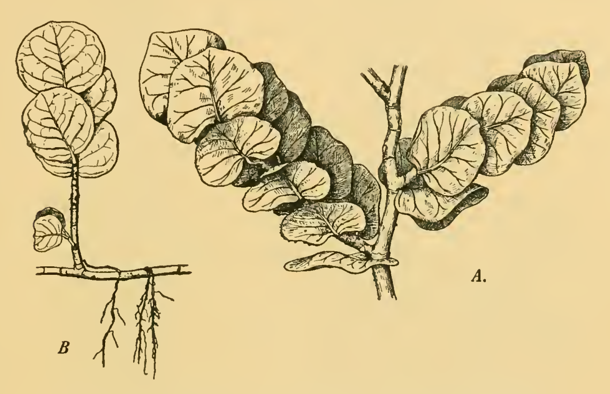


Fig. 8. *Coccoloba uvifera*; verkleinert. Dänisch-Westindien. (E. Warming gez.)

Blättern, wie *Juniperus* und *Calluna*, besteht ein großer Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen: jene haben aufrechte und angedrückte, diese abstehende Blätter; jene haben bleibende Profilstellung, diese haben Flächenstellung; diese Stellungsverhältnisse müssen sie als junge, noch wachsende Pflanzen erwerben.

c) Hier sei auch an die photometrischen Bewegungen erinnert, die die Blätter vieler Pflanzen bei Lichtwechsel zeigen: in starkem (und in viele kurzwellige Strahlen enthaltendem) Licht erhalten die Blätter Profilstellung, in schwächerem (und solchem mit vorwiegend langwelligen Strahlen) Flächenstellung (vergl. 2. Abschn., 27. Kap.).

---

[1]) Stahl 1881, 1883. (Vergl. Fig. 8, 9.)

[2]) Kerner 1887; Warming 1901 mit mehreren Abbildungen. (Vergl. Fig. 10, 11.)

Wiesner[1]) teilt die Blätter je nach ihrem Bau und ihrer Stellung ein in:

a) aphotometrische, die keine deutlichen Beziehungen zu dem einfallenden Lichte zeigen, z. B. die Nadeln der Kiefer:



Fig. 9. Kompaßpflanze, *Lactuca scariola*; links von Osten oder Westen, rechts fast von Süden oder Norden gesehen. (Z. T. nach A. Schmeil.)

b) photometrische, die deutliche Beziehungen zum einfallenden Lichte zeigen;

c) euphotometrische, die so gestellt sind, daß sie in der zweckmäßigsten Weise jeden Lichtstrahl ausnutzen, wie es z. B. die

[1]) Wiesner 1907.

meisten Waldschattenpflanzen zeigen (vergl. auch oben Blattmosaik);

d) panphotometrische, die ihre Stellung je nach der Stärke und der Richtung des einfallenden Lichtes verändern können.



Fig. 10. Blattmosaik von *Trapa natans*.



Fig. 11. Blattmosaik von *Geum urbanum*. (Nach der Natur.)

Albrecht kommt zu dem Resultat, daß neben der Epidermis der Blattunterseite die Oberseite in den meisten Fällen fähig ist, die Einstellungsbewegung des Blattes zu beeinflussen. Höher entwickelte Lichtsinnesorgane, wie sie Haberlandt für tropische Pflanzen beschreibt, sind in den gemäßigten Zonen sehr selten[1]).

[1]) Albrecht 1908; vergl. Haberlandt 1905.

Der anatomische Blattbau ist bei Sonnen- und Schattenblättern nicht wenig verschieden. Die Sonnenblätter sind oft isolateral, wenn sie nämlich steil aufrechte Stellung haben, so daß sie auf beiden Seiten stark beleuchtet werden; Schattenblätter sind durchgehends dorsiventral[1]). Die Sonnenblätter haben ein hohes Palisadengewebe, in dem entweder die Palisadenzellen selbst hoch sind, oder indem es mehrschichtig ist, oder indem beide Verhältnisse auftreten (blattarme oder blattlose Stengel haben gleichfalls ein hohes Palisadengewebe rings um den Stengel); die Schattenblätter haben ein niedrigeres oder kaum ausgeprägtes Palisadengewebe (Fig. 15, 16). Die Palisadenzellen sind oft zur Oberfläche schräg gerichtet, dies scheint mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zusammenzuhängen[2]). Umgekehrt ist das Schwammparenchym in den Schattenblättern relativ mächtiger als in den Sonnenblättern. Die Sonnenblätter sind dicker als die Schattenblätter; die ausgeprägtesten Schattenpflanzen haben in ihren Blättern nur eine Zellschicht (*Hymenophyllaceae*, Fig. 12). Das Sonnenblatt hat zwischen den Zellen kleine,



Fig. 12. Querschnitt durch ein Blattstück von *Hymenophyllum*. (Nach Ladebeck.)

das Schattenblatt große Lufträume (Fig. 15). Die Sonnenblätter atmen intensiver als die Schattenblätter derselben Art und assimilieren stärker.

Die Epidermis ist beim Sonnenblatt dick (Fig. 15), hat meist kein Chlorophyll (jedenfalls auf der Blattoberseite)[3]), ist bisweilen durch Querteilung zu einem mehrschichtigen Wassergewebe umgebildet (*Ficus elastica* u. v. a. Tropenpflanzen), und ihre Kutikula oder ihre Kutikularschichten sind dick. Die Epidermis des Schattenblattes ist dünn, einschichtig, führt bisweilen Chlorophyll, und ihre Kutikula ist dünn· Das Sonnenblatt ist daher oft stark glänzend, reflektiert viel Licht, wofür besonders die Tropen viele Beispiele aufweisen[4]); das Schattenblatt ist glanzlos und welkt weit leichter als das Sonnenblatt, wenn es trockener Luft ausgesetzt wird. Die Epidermiszellen haben bei den Sonnenblättern minder wellige Seitenwände (sowohl auf der Oberseite als auf der Unterseite eines Blattes) als bei den Schattenblättern. Spaltöffnungen finden sich gewöhnlich nur auf der Unterseite von dorsiventralen Sonnenblättern, oder hier zahlreicher als auf der Oberseite (Ausnahme gewisse Alpen-

---

[1]) Heinricher 1884.
[2]) Pick 1881; Johow 1884; Heinricher 1884; Haberlandt 1886; Warming 1897.
[3]) Stöhr 1870.
[4]) Volkens 1890.

pflanzen), und sind oft unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt; beim Schattenblatt liegen sie auf beiden Seiten, im ganzen wohl auf der Unterseite zahlreicher, und im Niveau oder über dem Niveau der Oberfläche. Viele tropische Schattenpflanzen haben sammetartige Blätter, welche mit lichtbrechenden Papillen besetzt sind, die dazu dienen, die schrägeinfallenden Strahlen zu sammeln[1]) (Fig. 13, 14).

Verholzte Teile sind bei Sonnenpflanzen viel allgemeiner als bei Schattenpflanzen, z. B. ist Dornbildung häufiger. Die Sonnenblätter sind teils deshalb, teils wegen der Dicke, teils wegen der Beschaffenheit der Epidermis oft steif und lederartig; die Schattenblätter sind dünn und, wenn groß, schlaff (viele unserer Waldbodenpflanzen, z. B. *Corydallis*- und *Circaea*-Arten, *Lappa nemorosa*, *Lactuca muralis*, *Oxalis acetosella*, viele Farne, in den Tropen besonders *Hymenophyllaceae*, Moose u. a.).

Die Behaarung ist verschieden. Die Sonnenblätter haben oft eine dicke Bekleidung von Deckhaaren, sind graufilzig, silberglänzend

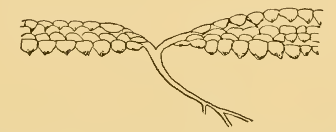


Fig. 13. Vorkeim des Leuchtmooses *Schistostega* mit den lichtreflektierenden Zellen. (Nach Migula.)

oder in anderer Weise behaart, besonders auf der Unterseite (viele Felsen-, Heide- und Steppenpflanzen); die Schattenblätter sind durchgehends weit kahler, oft ganz kahl.

In der Empfindlichkeit des Chlorophylls gegen das Licht bestehen wahrscheinlich große Unterschiede, indem das der Schattenblätter mutmaßlich empfindlicher ist, als das der Sonnenpflanzen, und daher das schwächere Licht besser ausnutzen kann; hiermit stimmt gut überein, daß der Alkoholauszug des Chlorophylls von Farnblättern im Lichte sehr leicht gebleicht wird (Gautier).

Über die Bedeutung des Lichtes für die Färbung der Pflanzen kann außer seiner Rolle bei der Chlorophyllbildung angeführt werden, daß es auch die Bildung von rotem Zellsaft (Anthocyan oder Erythrophyll) hervorrufen kann: kahle Pflanzenteile, die dem Lichte ausgesetzt sind, erhalten nicht selten rotgefärbte Epidermiszellen, was vermutlich dem darunterliegenden Protoplasma und Chlorophyll zum Schutze dient. Bei vielen jungen Sprossen, Keimpflanzen, arktischen und Hochgebirgspflanzen[2]) u. a. hat die Rotfärbung sicher andere Ursachen und

[1]) Stahl 1896; Haberlandt 1905.
[2]) Wulf 1902; Kerner 1887.

darf wohl als Kälteschutz angesehen werden; der rote Farbstoff ermöglicht eine Speicherung der Wärme, die den jungen Sprossen in kalten Lagen oder zu kühler Jahreszeit zugute kommt (Engelmann, Wille u. a.)[1].

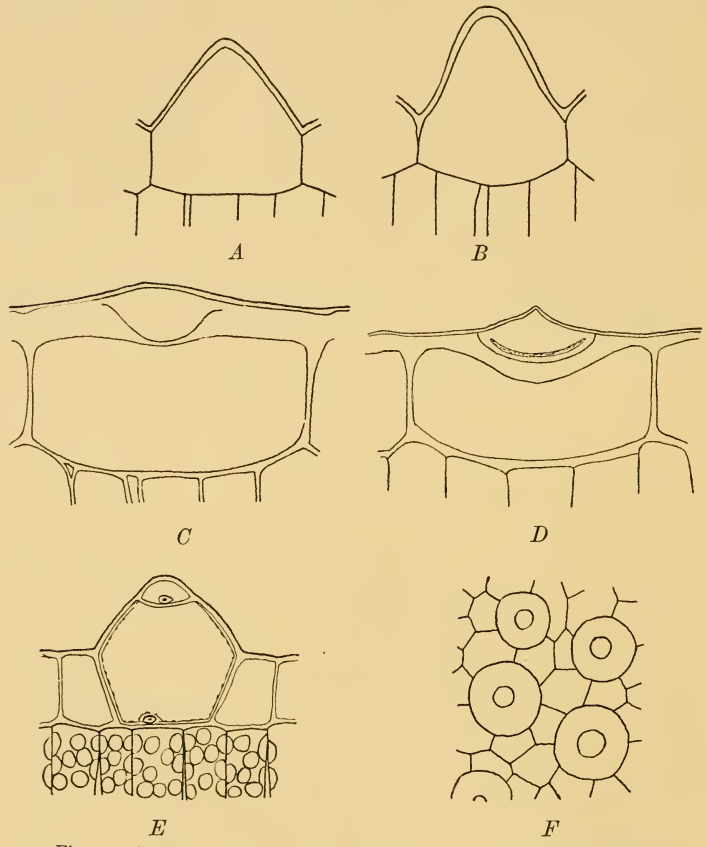


Fig. 14. Lichtsinnesorgane. Epidermiszellen, *A* von *Ruellia Daveauana*, *B* von *Anthurium leuconcurum*, *C* von *Campanula persicifolia*, *D* von *Petraea volubilis* (mit aufsitzender Linsenzelle), *E* von *Fittonia Verschaffeltii* (mit Linsenzellen, Ocellen), *F* dieselbe Epidermis von der Oberfläche gesehen. (Nach Haberlandt.)

Ferner wird angeführt, daß die Farben von Blättern, Blüten und Früchten unter hohen Breiten tiefer werden[2], was der fast ununter-

[1]) Stahl 1896; Overton 1899; Buscalioni u. Pollacci 1903; Jönsson 1903.
[2]) Bonnier und Flahault 1894; Schübeler 1886.

brochenen Beleuchtung zugeschrieben werden müßte. Eine Reihe von Sonnenpflanzen besitzt in der Natur die dunkel- bis schwarzrote Färbung unserer Blutbuchen, -haseln usw. (*Myrtus bullata*, *Perilla Nankinensis*, *Prunus Pissartii* usw.)[1]).

Die im vorhergehenden besprochenen Verhältnisse werden in den folgenden Abschnitten (bes. 2.) näher behandelt werden.

Daß das Licht für die äußeren und die inneren Formenverhältnisse der Pflanzen eine große Bedeutung hat, ist also sicher. Dieses geht, außer aus dem hier in allgemeinen Zügen angeführteu, auch daraus

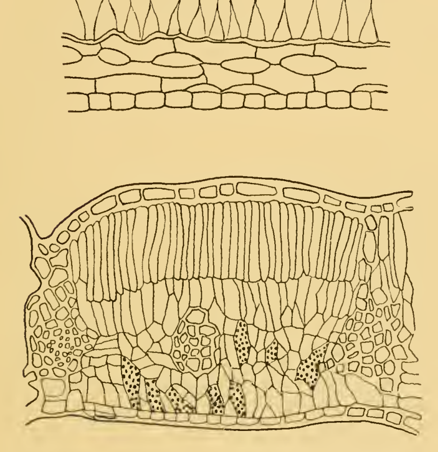
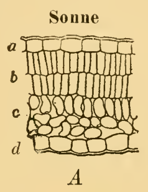


Fig. 15. Buchenblätter; unten in der Sonne, oben im Schatten gewachsen. (Nach Zon u. Graves.)



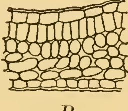


Fig. 16. Querschnitt durch Erdbeerblätter (*Fragaria*). *A* Blatt in der Sonne, *B* Blatt im Schatten gewachsen. *a* und *d* Epidermis der Ober- und Unterseite; *b* Pallisadenparenchym; *c* Schwammparenchym. (Nach Dufour.)

hervor, daß viele (vielleicht die meisten) Pflanzen ihren anatomischen Bau, besonders den der Blätter, nach der Stärke der Beleuchtung einrichten können („plastische" Blätter). Ein Buchenblatt in der Sonne z. B. ist anders gebaut als ein solches im Schatten[2]) (Fig. 15—17).

Vöchting[3]) zeigte, daß bei schwachem Lichte resp. im Dunkeln blattförmige Kakteenstengel (*Phyllocactus* usw.) allmählich unter Änderung ihrer Blattstellung in stielrundliche übergehen. Über die Abhängigkeit des Wachstums von Gehölzen, und zwar sowohl an den Stengeln wie an den Blättern je nach der Lichtintensität, nach der Lichtzusammen-

[1]) Über Anthocyan siehe Pick, Kny, Myoshi 1909.
[2]) Stahl 1880, 1883; Hesselman 1904; Woodhead 1906.
[3]) Vöchting 1894; vergl. auch Göbel 1889—91.

setzung, ob direktes oder verschiedenartig reflektiertes Licht wirkt, haben neuerdings Zon und Graves ausführlich berichtet[1]. — Über die Einrichtungen, welche die Waldpflanzen getroffen haben, um dem geringen Lichtgenuß zu begegnen, hat M. Kästner[2] umfangreiche Untersuchungen angestellt. Er macht besonders auf die Ausbildung resp. Erhaltung der Assimilationsorgane während der laublosen Zeit, die Ansiedlung einjährig überwinternder Pflanzen, die Verlängerung der Vegetations-

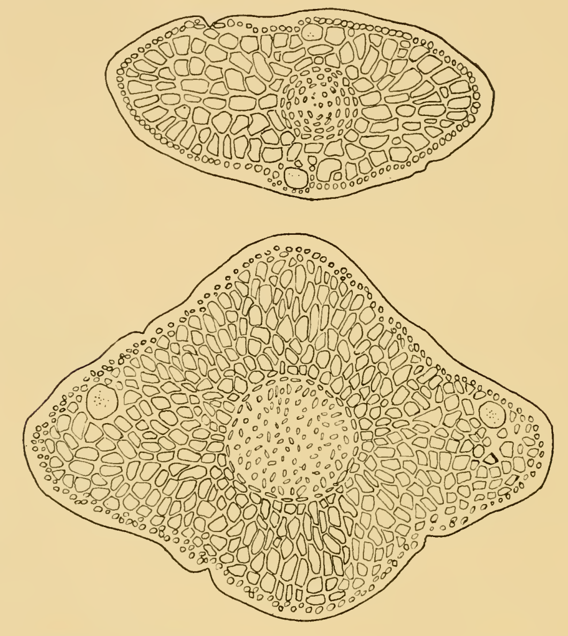


Fig. 17. Junge Fichtenblätter, unten in der Sonne, oben im Schatten gewachsen. (Nach Zon u. Graves.)

periode usw. an schattigen Stellen aufmerksam. Die Lagerung und die Wanderungen der Chlorophyllkörner in den Zellen und deshalb auch die Farbe der Pflanzenblätter hängen vom Lichte ab[3]: das stärkere Licht ruft ein helleres Blatt, das schwächere ein dunkler grünes hervor. Fragt man jedoch nach dem eingehenden physiologischen Verständnis der Wirkungen des Lichtes, so sind wir über das Wie und Weshalb noch

[1] Zon und Graves 1911.

[2] Kästner 1913.

[3] Stahl 1880, Sachs u. a.

vollständig im unklaren. Einige meinen, daß es das Licht selbst sei, welches nach seiner Stärke die erwähnten Unterschiede im Bau des Chlorophyllgewebes hervorrufe, können aber nicht sagen, wie das Licht wirke (Stahl, Pick, Mer, Dufour u. a.); andere schließen sich dem Gedanken an, daß die durch vermehrtes Licht vermehrte Transpiration der Grund sei (Areschoug, Vesque und Viet, Kohl, Lesage); wieder andere sind geneigt, auf die durch stärkeres Licht hervorgerufene stärkere Assimilation ein Hauptgewicht zu legen (Wagner, Mer, vergl. auch Eberdt). Über den Einfluß verschieden zusammengesetzten Lichtes auf die Tätigkeit des Protoplasmas und die Lagerung der Chlorophyllkörner vergl. Sachs, Kissling[1]).

Daß wir in diesen Unterschieden des Baues von Sonnen- und Schattenpflanzen ein Beispiel für die Selbstregulierung (direkte Anpassung, vergl. 5. Abschn.) der Pflanzen sehen müssen, ist kaum zweifelhaft; wir sehen sie bei den plastischen Pflanzen, die ihren Bau nach dem Lichte einrichten, vor unseren Augen vor sich gehen, während der Bau in anderen Fällen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung geändert und durch Vererbung in zahlreichen Generationen befestigt worden ist. Der Nutzen der verschiedenen Bauverhältnisse muß in folgendem gesucht werden: Schutz des Chlorophylls gegen Zerstörung durch starkes Licht[2]), Schutz des Protoplasmas selbst (daß dieses durch starkes Licht leiden kann, sieht man unter anderem daran, daß Licht ein wirksames Zerstörungsmittel von Bakterien, ein Desinfektionsmittel, ist), ferner Schutz gegen zu starke Transpiration und Regulierung der Assimilation. Wenn man berücksichtigt, daß z. B. die Mächtigkeit des Palisadengewebes nicht nur durch stärkere Beleuchtung vermehrt wird, sondern auch, was durch Versuche nachgewiesen worden ist, durch starke Transpiration, sowie durch verschiedene Faktoren, die die Wasseraufnahme aus der Erde und dadurch die Transpiration beeinflussen (Salze im Nährboden, Beschädigung von Wurzeln u. a.), wenn man ferner berücksichtigt, daß jene Mächtigkeit usw. anscheinend an allen Standorten steigt, wo starke Lufttrockenheit herrscht, so liegt es nahe, den wesentlichsten Grund für die Unterschiede des Baues in einer Regulierung der Transpiration zu suchen. Diese wird durch vermehrtes Licht steigen, indem die Lichtstrahlen in Wärme umgesetzt werden; das Licht ist einer der wichtigsten Faktoren der Transpiration, und die Pflanze reguliert diese nach seiner Stärke, worüber jedoch die Zukunft näheres lehren muß.

Bekanntlich zeigt das Licht auch vielfachen Einfluß auf die Biologie der Blüten; viele, selbst unsere häufigsten Pflanzen öffnen ihre

---

[1]) Sachs 1865; Kissling 1895.

[2]) Wiesner 1876.

Blüten nur bei hellem Tageslicht, manche andern sogar nur in der Sonne (*Mesembrianthemum*). Sobald Bewölkung eintritt, oder die Sonne sinkt (vergl. Linnés und Kernes Blumenuhren), schließen sie die Blüten wieder, so z. B. *Bellis perennis*, *Taraxacum vulgare*, *Calendula arvensis* u. a. Genaue Daten über diese Erscheinungen hat neuerdings R. Stoppel[1]) gegeben. Daß zahlreiche Nachtblüten sich umgekehrt bei intensiver Belichtung schließen, bei trübem (auch sehr warmem!) Wetter auch bei Tage geöffnet bleiben (*Oenothera biennis*), ist gleichfalls allgemein bekannt.

Über diese Fragen vergl. die Arbeiten von: Areschoug, Stahl, Pick, Dufour, Haberlandt, Heinricher, Vesque, Viet, Mer, Lothelier, Johow, Alb. Nilson, Eberdt, Schimper, Graebner, Wiesner, Hesselman, Woodhead, Stebler und Volkhart. Bezüglich der Lichtmessung vergl. die Arbeiten von Wiesner, K. J. V. Steenstrup (1901), Hesselman (1904), Clements (1905) und Zon u. Graves (1911).

3. Kap. **Wärme**

In weit höherem Grade als das Licht ist die Wärme ein ökologischer und geographischer Faktor, nicht nur im großen, sondern auch im kleinen; denn sie ist über die Erde viel ungleicher verteilt.

Jede der verschiedenen Lebenserscheinungen der Pflanze findet nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen (Minimum und Maximum) und am besten bei einer gewissen Temperatur (Optimum) statt; diese Temperaturen können auch für verschiedene Funktionen derselben Art verschieden sein. Die Wärme ist von Bedeutung für die Chlorophyllbildung und die Assimilation, für die Atmung und die Verdunstung, für die Wurzeltätigkeit und für die Keimung, für die Belaubung und das Blühen, für das Wachstum und die Bewegungen usw. Es ist demnach erklärlich, daß die Wärmeverhältnisse der Verbreitung der Arten auf der Erdoberfläche Grenzen ziehen.

Da also die unteren und die oberen Temperaturgrenzen je nach der Art sehr mannichfach verschieden sind, so kann man im allgemeinen nur sagen, daß die unteren Grenzen (die „spezifischen Nullpunkte“ der Arten) in gewissen seltenen Fällen bis auf 0° oder etwas tiefer gehen (manche Arten des hohen Nordens und der Hochgebirge, meist niedere Pflanzen; die Algen im Polarmeer an der Nordküste von Spitzbergen, etwa 80° n. Br., wachsen und fruktifizieren im Winter lebhaft im Dunkeln bei — 1,8° bis 0°; unter 27 Arten beobachtete Kjellman Fruktifikation bei 22); aber in der Regel beginnen die Lebenstätigkeiten erst bei einer Temperatur von mehreren Graden über Null, einige sogar

[1]) R. Stoppel 1910.

erst zwischen 10° und 15° (besonders bei tropischen Pflanzen). Bei vielen unserer Moose fällt die Fruktifikationszeit in den Winter, aber trotzdem fand Irmscher, daß die meisten Arten nur Temperaturminima von — 10° ohne wesentliche Schädigung ertragen, daß der Erfrierpunkt der Blätter vieler Arten über — 20° liegt; bei — 30° waren auch die resistentesten Arten tot. Beachtenswert ist, daß im allgemeinen Moose, wenn sie vor dem Einfrieren lufttrocken gewesen waren, auch wenn sie später wieder befeuchtet wurden, erheblich widerstandsfähiger gegen Kälte waren, als wenn sie nicht trocken geworden waren. Das läßt den Schluß zu, daß Baum- und Felsenmoose härter sind als solche feuchter, schattiger Orte[1]).

Die oberen Temperaturgrenzen erreichen 50° nicht, im allgemeinen nicht einmal 45° (vergl. z. B. Sachs, Pfeffer: Pflanzenphysiologie). Für sehr viele Pflanzen sind Temperaturen über 50° tödlich, manche krautige Pflanzenteile sterben schon bei 40 bis 50°. Andere typische Sonnen-, besonders Felsenpflanzen[2]) ertragen aber mehrere Stunden bis zu 60° und mehr (*Sempervivum*), die Mannaflechte (*Lecanora esculenta*) verträgt 70° und mehr. Auch im Sande der Meeresküsten steigt die Oberflächentemperatur oft sehr hoch; so maß Pechuël-Lösche neben blühender Ipomoea 60° und Massart[3]) in Belgien noch 58° und 59°. In den Thermen von Venezuela leben Algen noch bei über 80°[4]).

Im Ruhezustande können manche Pflanzen sehr viel höhere Temperaturen ertragen, als zur Zeit des Wachstums, so z. B. manche Bakterien vorübergehend über 100°, während sie in ihrer Vegetationszeit bei 50° sterben. Lufttrockene Samen vertragen meist nicht 75°, manche dagegen sind nach kurzer Einwirkung von 100° oder mehr noch lebend[5]).

Die verschiedenen Organe einer Pflanze haben verschiedene Fähigkeit, extreme Temperaturen zu ertragen. So gibt es Pflanzen, die in einem bestimmten Klima zwar keimen, wachsen und blühen können, die aber keine Samen zu erzeugen imstande sind (*Acorus calamus* in Europa)[6]); diese können sich nur vegetativ vermehren; bei anderen Pflanzen sind die Keimlinge gegen Frost empfindlich. Die sehr frostempfindliche tropisch-amerikanische *Galinsoga parviflora* verdankt ihre völlige Einbürgerung im nördlichen Europa der Frostfestigkeit ihrer Samen. Die während des Winters wachsenden Wurzeln unserer laubabwerfenden Laubbäume[7]) sind viel frostempfindlicher als die oberirdischen Teile

---

[1]) Irmscher 1912.
[2]) Hann; Askenasy 1875, 1890.
[3]) Massart 1908, a und b.
[4]) Cohn 1862; Rabinowitsch, Zeitschr. Hyg. XX; Warming.
[5]) Sorauer 1909.
[6]) Ascherson in Kirchner, Loew und Schröter, Bd. I.
[7]) Arnold Engler 1903.

derselben Pflanzen[1]). Auch bei den Moosen fand Irmscher eine verschiedene Empfindlichkeit einzelner Teile.

Außerdem hat die Wärme indirekte Bedeutung, namentlich dadurch, daß das Sättigungsdefizit der Luft und die Transpiration der Pflanze von ihre Höhe abhängen.

Die Temperaturen außerhalb der Temperaturgrenzen der Arten brauchen nicht gleich tödlich zu sein; es besteht ein gewisser Spielraum, der unter dem spezifischen Nullpunkt am größten ist, d. h. die Pflanzen können, ohne zu sterben, Wärmegraden ausgesetzt werden, die unter dem Minimum tiefer liegen, als die tödlichen hohen Temperaturen über dem Maximum liegen (Ausnahme machen vielleicht nur manche Bakterien). Im übrigen sind die Temperaturen unter dem Minimum und über dem Maximum nicht immer für das Leben bedeutungslos, selbst wenn sie dafür nicht direkt nützlich sind.

Es gibt kaum eine Stelle auf der Erdoberfläche, wo das Pflanzenleben wegen der Wärmeverhältnisse absolut ausgeschlossen wäre; denn in Gegenden, wo die Temperatur monatelang weit unter den Nullpunkten der Arten bleibt, oder wo sie sogar die oberen Temperaturgrenzen übersteigt (z. B. in gewissen Gegenden Afrikas), werden die Pflanzen jedenfalls in gewissen Jahreszeiten gut gedeihen. Es kann jedoch für die Pflanzen notwendig sein, sich gegen die extremen Temperaturen und was damit einhergeht, namentlich gegen Temperaturwechsel zu schützen. Gegen diesen sind gewisse Pflanzen (z. B. Palmen) viel empfindlicher als gegen niedrige Temperaturen. Plötzliches Auftauen ist vielen Pflanzen schädlich, weil die Gewebe zerrissen werden; die Wälder leiden auf der Ostseite, auf östlichen Abhängen und an ähnlichen Orten, wo die Sonnenstrahlen sie früh treffen, oft von Nachtfrost. Über die Empfindlichkeit auch der Laubmoose von starken oder plötzlichen Temperaturschwankungen vergl. Irmscher.

Folgende Mittel werden zum Schutze gegen extreme, namentlich gegen zu niedrige Temperaturen angewandt[2]):

1. Der Zellinhalt hat bei einigen Pflanzen solche (bisher nicht erklärte) Eigenschaften, daß er extreme Temperaturen lange aushält; in der Pflanzengeographie kommt fast nur extreme Kälte in Betracht. Diese Eigenschaften können von denen des Protoplasmas selbst abhängen, oder davon, daß ihm oder dem Zellsafte Öle, harzartige Stoffe oder Zucker beigemischt sind. Einen solchen Schutz muß z. B. die Schneealge (*Sphaerella nivalis*) haben, deren einzeln liegende, dünnwandige Zellen die Kälte der arktischen Schnee- und Eisfelder aus-

---

[1]) Sorauer 1909.

[2]) Neuere Arbeiten über das Überwintern der Pflanzen und die Wirkungen des Gefrierens vergl. Mez (1904—05) und Lidforss (1907).

halten[1]). Auch *Cochlearia fenestrata* muß geschützt sein; diese Pflanze hielt an Sibiriens Nordküste im Winter 1878/79 eine unter —46° C. liegende Temperatur ohne Decke aus und setzte im nächsten Frühjahre das durch den Winter unterbrochene Blühen fort[2]) (Fig. 18).

Bei einer Reihe von Pflanzen wird im Herbst die Stärke in Fett umgewandelt[3]). Es ist wahrscheinlich, daß das fette Öl in Form von Emulsion die Unterkältung verhindert und die Widerstandsfähigkeit gegen den Frost erhöht. Fettspeichernde Bäume (Birke, Nadelhölzer) gehören zu denen, die noch in den kältesten Gebieten wachsen. Die Überführung von wasserunlöslicher Reservesubstanz in gelöste, besonders in Zucker, die während des Winters stattfindet, soll gleichfalls die Unterkältung des pflanzlichen Gewebes und den Tod der Pflanze verhindern[4]).



Fig. 18. *Cochlearia fenestrata* von der Bäreninsel; natürl. Größe. (Nach der Natur.)

2. Die Wassermenge. Der Wasserinhalt der Pflanzenteile spielt bei ihrem Vermögen, extreme Temperaturen zu ertragen, die größte Rolle; je wasserreicher, desto weniger widerstandsfähig, und umgekehrt. Daher leiden die jungen Sprosse unserer Bäume oft unter Nachtfrösten, während diese den älteren nicht schaden (wenn junge, sich belaubende Sprosse in den Polarländern ohne Schaden jede Nacht steif frieren, so ist dieses vielleicht eigentümlichen Eigenschaften des Protoplasmas zuzuschreiben); daher haben Samen, z. B. die von Weizen, in den Polarländern viele Jahre überwintern können, ohne zu leiden. Der geringe

1) Wittrock 1883; Lagerheim 1892.
2) Kjellman 1884.
3) A. Fischer 1891; O. G. Petersen 1896; Lidforss 1907.
4) Mez 1904—5; Lidforss 1907; Noll.

Wassergehalt ist vielleicht auch der Grund zu dem Ausdauern vieler Moose (vergl. Irmscher, S. 25), Flechten und anderer niederer Pflanzen. Die Nadeln verschiedener Koniferen (bes. Weymutskiefer usw.) werden bei Eintritt des Frostes sofort schlaff. Verholzte Teile ertragen die



Fig. 19. *Acer pseudoplatanus* auf den Färöer. Die Zweigspitzen sind abgestorben, obgleich der Baum nicht vom Winde gelitten zu haben scheint. Juli. (Phot. F. Börgosen.)

Kälte leichter als die krautartigen[1]); daher sind wohl viele Arten in den Polarländern und den Hochgebirgen verholzt (Zwergsträucher). Die südländischen Sträucher erhalten in den Gärten des nördlichen Europa, ebenso wie Bäume und Sträucher auf den Färöer[2]) (Fig. 19) oft

---

[1]) Mohl 1848.

[2]) Börgesen 1905 in Botany of the Färöes.

nicht genug Wärme, um ihr Holz zu reifen; die Zweigspitzen sterben dann durch die Winterkälte ab: die Sträucher werden Halbsträucher. In Gebieten mit langer Vegetationszeit halten dieselben Arten trotz der gleichen Winterkälte aus (*Broussonetia*, *Tamarix* u. v. a. in Ungarn); die immergrünen Gewächse des nördlichen Mittelmeergebietes ertragen dort in strengen Wintern ohne nennenswerten Schaden — 5° oder gar bis zu — 7°, in den Gärten des nördlichen Europa erliegen sie einer geringen Abkühlung unter 0° (Lorbeer, Oleander, Myrte usw.). Die Wälder um Sibiriens Kältepol halten Kälte bis zu — 70° C. aus (in Werchojansk ist im Januar die mittlere niedrigste Temperatur — 61,3°, die höchste — 29° und die Mitteltemperatur — 51,2°). Bei einer an Kälte zugrunde gegangenen Pflanze hat gewöhnlich Eisbildung in den Zellen stattgefunden, wodurch dem Zellsaft das Wasser entzogen wurde. Über die mechanische Wirkung des Frostes durch Zerspringen der Zellen usw. vergl. Sorauer[1]).

Die Wassermenge der Zellen spielt sicher auch eine große Rolle bei der Wirkung der Fröste zu den verschiedenen Jahreszeiten. Während unsere Gehölze während der Hauptruhe (also während der Zeit des Vorhandenseins der geringsten Menge plastischen Materials in wasserlöslichem Zustande) tiefe Kältegrade ohne jeden Schaden ertragen, erliegen im Frühjahr und Sommer (Lüneburger Heide!) ihre grünen Sprosse wenigen Graden unter 0°. Bei unseren Obstgehölzen, die ja meist südlichen Ursprungs sind, bringt ein Frostschaden in der Ruhezeit z. B. den mindergefährlichen Frostbrand, in der Zeit der Saftbewegung dagegen den gefährlichen Frostkrebs[2]). Ähnliche Ursachen hat sicher das gelegentliche Auftreten des Krebses an Waldbäumen usw. — Arnold Engler[3]) hat nachgewiesen, daß unsere Laubhölzer während des ganzen Winters, soweit es die Temperatur gestattet, ein lebhaftes Wurzelwachstum zeigen; dies bedingt, daß die Wurzeln sehr viel frostempfindlicher sind, als zu gleicher Zeit die ruhenden Stämme und Zweige derselben Pflanze (s. S. 33).

3. Schlechte Wärmeleiter umgeben oft die zu schützenden Pflanzenteile, z. B. als Knospenschuppen oder als Haare; ihre Zellen sind meistens mit Luft erfüllt oder haben zwischeneinander Lufträume und müssen außerdem so wasserarm wie möglich sein. Sehr viele Schutzeinrichtungen haben die jungen Sprosse zur Zeit der Belaubung[4]); graufilzig oder weißwollig sind viele Polar- und Hochgebirgspflanzen (*Leontopodium alpinum*, das Edelweiß der Alpen; Frailejon, das sind

---

[1]) Sorauer 1906, a; 1909.
[2]) Sorauer 1906, a; 1909.
[3]) Arnold Engler 1903. Vergl. auch O. G. Petersen 1898.
[4]) Grüss 1892.

Kompositen der Gattungen *Culcitium* und *Espeletia* auf den Paramos von Südamerika[1]); alte, welke Blätter bleiben an den Sprossen dieser Pflanzen sitzen und hüllen sie ein, gleichwie wir im Herbste unsere empfindlichen Gartenpflanzen mit Stroh und Heu umgeben oder mit Laub u. ähnl. bedecken. Es ist jedoch zu bemerken, daß hierdurch die starken Kältegrade kaum ausgeschlossen werden (da diese wohl in das Innere der Pflanze eindringen), sondern zwei andere Verhältnisse werden abgewandt: nämlich schnelle Änderung der Temperatur und schnelles Auftauen sowie die zu starke Transpiration. Erfahrung und Versuche haben gezeigt, daß zwar bisweilen die Kälte selbst einen erfrorenen Pflanzenteil (Kartoffeln, Blütenblätter, tropische Pflanzen, z. B. in hochgelegenen Gegenden Brasiliens) getötet hat, indem Eisbildung unter Wasserentziehung vom Protoplasma stattfindet, daß jedoch das Auf-

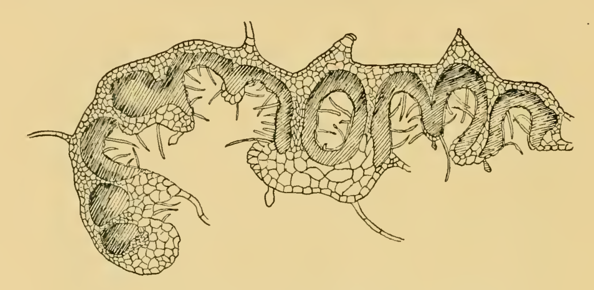


Fig. 19. Stück eines Blattquerschnittes von *Espeletia*. Das Assimilationsparenchym ist schraffiert. Die Filzbekleidung ist weggelassen. (Nach Goebel.)

tauen für manche Pflanze, die das Steiffrieren gut aushält, der kritische Punkt ist: es muß langsam vor sich gehen, und dazu helfen jene Bauverhältnisse, die sich daher gerade besonders in den subglazialen Vereinen finden (vergl. den 4. Abschn.). Mehrfaches plötzliches Gefrieren und Auftauen ertragen selbst die meisten unserer einheimischen Pflanzen nicht (besonders Buchen, Eichen usw.)[2]).

Im scheinbaren Widerspruche hiermit behauptet Kihlman[3]), daß die außerordentlich große Widerstandskraft gegen große und plötzliche Temperaturschwankungen, selbst wenn innerhalb 24 Stunden der Gefrierpunkt mehrmals erreicht wird, eine Eigentümlichkeit der Tundraflora Lapplands sei (vergl. oben Eigentümlichkeiten des Zellinhalts).

---

[1]) Goebel 1892.
[2]) Sorauer 1909.
[3]) Kihlman 1890.

Untergetauchte Wasserpflanzen sind durch das umgebende Wasser gut geschützt. Viele von ihnen sinken im Herbst unter, haben im Schlamme ausdauernde Grundachsen oder Knollen, oder erzeugen Brutknospen, die abfallen und in gleicher Weise untersinken. Der Schutz des Wassers hat es z. B. auch möglich gemacht, daß während der Eiszeit mit den hochnordischen Landpflanzen im nördlichen Mitteleuropa Wasserpflanzen wuchsen, die nicht im arktischen Gebiete vorkommen (*Potamogeton, Ceratophyllum* usw.)[1]); natürlich spielt dabei auch die schnelle Erwärmung des Wassers durch die Sonnenstrahlen mit[2]).

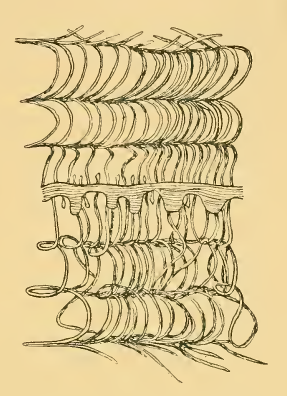


Fig. 21. Querschnitt durch ein Espeletiablatt ($^8/_1$).
Auf jeder Seite der eigentlichen Blattfläche (siehe Fig. 19) liegt eine stark lufthaltige Filzbekleidung mit 3—4 Schichten (etwas schematisiert). (Nach Goebel.)

Auch gegen starke Transpiration werden die besprochenen Mittel schützen, gegen Austrocknen durch die trocknen, kalten Winde, die für das Leben gefährlich sind, wenn die Erde kalt ist und die Wurzeltätigkeit deshalb stockt (Waldfeindliches Klima Schimpers).

In diesem Zusammenhang ist auch der Laubfall[3]) im Herbst als eine Anpassung an den Winter zu nennen; nach dem Abwerfen des Laubes ist der Baum von oben bis unten von schlechten Wärmeleitern umgeben (Knospenschuppen, Kork). Andere Verhältnisse werden im 2. Abschnitte genannt werden.

Die Temperaturen zwischen Maximum und Minimum (die zuträglichen Temperaturen). Es ist für die Lebensverhältnisse und die Verbreitung der Arten keineswegs gleichgültig, welche Temperaturen ihnen innerhalb der zuträglichen Grenzen geboten werden. Es kommt für das Leben der Individuen nicht nur auf die Höhe der Temperaturen, sondern auch auf die Menge der überhaupt zuträglichen Wärme, die der Pflanze zu teil wird, an, oder darauf, wie lange ihr zuträgliche Temperaturen geboten werden.

Jährliche Mitteltemperaturen haben keine Bedeutung für die Ausbildung des Pflanzenlebens. Nur die Zeit der zuträglichen Temperaturen

---

[1]) Graebner 1912.

[2]) Vergl. Wesenberg-Lund 1911.

[3]) Vergl. auch Dingler; Volkens 1912.

ist von Wichtigkeit[1]). So wachsen im nördlichen Sibirien mit einer jährlichen Mitteltemperatur von unter — 15 ° C. noch Wälder, während auf den Kerguelen, wo selbst der kälteste Monat über dem Gefrierpunkte bleibt, eine antarktische Flora herrscht.

Die Zeit, die zuträgliche Temperaturen bietet, kann so kurz sein, sogar nur einige Wochen betragen, daß viele Arten ganz ausgeschlossen werden, weil sie nicht genug Wärme erhalten. Dieses ist gewiß der Grund dafür, daß einjährige Arten in Polarländern und in Hochgebirgen selten werden: sie brauchen für ihren Lebenslauf mehr Zeit, als ihnen geboten wird.

In den meisten Gegenden der Erde ruft der Wechsel der Jahreszeiten Ruhezeiten im Pflanzenleben hervor. In unseren nordischen Klimaten sind Wärmeunterschiede, namentlich die Kälte, die Ursache, in den Tropen hingegen Wassermangel. Während auch im nördlichen Gebiete eine Anzahl Pflanzen (Laubfall von Gehölzen usw.) in die Ruheperiode eintritt, auch wenn kein Frost geherrscht hat[2]), werden andere nur durch den Frost zur Ruhe gezwungen. Diese zeigen in anormalen Jahreszeiten viele Abweichungen, so beobachtet man in besonders milden Frühwintern resp. Herbstzeiten, daß manche Pflanzen weiterwachsen, weiterblühen oder auch in eine zweite Blüte eintreten. Andere Arten verlegen ihre Blütezeit aus dem Frühjahr in den Winter (Dezember usw.), so z. B. *Potentilla arenaria*, *P. alba*, *Viola odorata*, *Cydonia Japonica*, *Jasminum nudiflorum* usw.[3]).

Die mehrjährigen Kräuter in Polarländern und in Hochgebirgen zeigen eine vielfache Anpassung an das Klima, z. B. dadurch, daß sie überwinternde, bisweilen mit Vorratsnahrung versehene Laubblätter haben, denn solche können jeden günstigen Augenblick zur Assimilation benutzen, und es geht kein Teil der Vegetationsperiode mit der Entwickelung von Assimilationsorganen verloren[4]). Eine andere Anpassung dieser Pflanzen ist, daß sie ihre Blüten im Jahre vor dem Blühen anlegen, wodurch erreicht wird, daß sie sogleich am Anfange des nächsten Frühjahres aufblühen, eine möglichst lange Zeit zum Blühen und zum Fruchtansetzen erhalten und die wärmste Zeit zur Samenreife benutzen können[5]).

Die Höhe der Wärme und die Länge der Vegetationszeit wirken selbstverständlich auch auf die Physiognomie der einzelnen Pflanzen und der ganzen Vegetation. Auf der einen Seite stehen die tropischen Länder, wo die Ruhezeiten fast unbemerkbar sind und wo sich hohe

---

[1]) Köppen 1884.
[2]) Vergl. Ascherson 1881.
[3]) Vergl. auch Volkens 1912.
[4]) Kerner 1896.
[5]) Warming 1908a.

Wärme mit Feuchtigkeit verbindet; hier entwickeln sich die immergrünen Tropenvereine mit ihren üppig wachsenden Arten, die den Boden mit der dichtesten Vegetation bedecken. Auf der anderen Seite stehen die Polarländer und die Hochgebirgsgegenden, wo die Natur ihre Gaben mit karger Hand nur etwa in 3 Monaten des Jahres austeilt; hier werden stellenweise nicht genug Pflanzen entwickelt um den Boden zu bedecken, und hier treten Zwergformen auf, unter anderem weil die Vegetationszeit zu kurz und die zuträgliche Wärme zu niedrig ist. Mit steigender Wärme steigt die Wachsstumsgeschwindigkeit bis zum Optimum; aber in den zuletzt genannten Gebieten müssen niedrige Vegetation, kurzgliedrige Sprosse, Rosettenbildung, kleine Blätter und Rasenform die Folge sein. Auch in den Tropen kann Zwergwuchs die Folge sein, wenn sich hohe Wärme mit Trockenheit verbindet, in allen Gebieten dagegen, wenn Nährstoff mangelt (Heide).

Man hat vielfach die Wärmesumme zu berechnen versucht, die die Arten für ihre verschiedenen Funktionen brauchen, und deren Dasein sich am deutlichsten im Frühjahre zeigt, wenn sich Blätter und Blüten in deutlicher Abhängigkeit von den Wärmeverhältnissen entfalten, in einem Jahre zu einer Zeit, im anderen zu einer anderen, an einer Stelle früher als an einer anderen. Indem man die Anzahl der Vegetationstage, von einem gewissen Zeitpunkt an gerechnet, und die auf jeder Stelle herrschenden Temperaturverhältnisse berücksichtigte, hat man die Entwicklungsunterschiede und die Verbreitungsverhältnisse zu erklären versucht; aber im einzelnen bestehen große Meinungsverschiedenheiten: einige suchen die Wärmesumme durch Addieren der täglichen Mitteltemperaturen zu berechnen; andere multiplizieren die Mitteltemperatur einer gewissen Periode mit der Anzahl der Tage; andere wenden die Quadrate der Mitteltemperaturen oder der Tage an; und wieder andere meinen, daß die täglichen Maxima über 0°, die das der Sonne ausgesetzte Thermometer zeigt (Insolationsmaxima) zu addieren seien. Diese Untersuchungen haben es in hohem Grade nötig, durch wirklich wissenschaftliche, experimentelle Bestimmungen der Haupttemperaturen für die Erscheinungen der einzelnen Arten gestützt zu werden. Übrigens werden die Ergebnisse dieser Bestimmungen nicht hinreichen, um die äußerst schwierige und verwickelte Frage über die Bedeutung der Wärmeverhältnisse für die Artenverbreitung und für die phänologischen Erscheinungen zu lösen, da andere Verhältnisse, z. B. das Licht, die Bodenwärme, die Nachwirkungen aus der vorigen Vegetationsperiode u. a. vielleicht teilweise eine höhere Temperatur ersetzen können. Mit den Wärmesummen allein läßt sich sicherlich keine Pflanzengrenze erklären. Viel wichtiger dürften absolute Kältegrade, Niederschlagsverhältnisse usw. sein.

Graebner[1]) hat an der Flora des Norddeutschen Flachlandes gezeigt, wie die Pflanzengrenzen in diesem monotonen Gebiete im wesentlichen der Feuchtigkeitsverteilung folgen, daß also die Verteilung des atlantischen und kontinentalen Klimas einen einschneidenden Einfluß ausübt. Brockmann-Jerosch[2]) hebt gleichfalls diese starke Einwirkung hervor, der gegenüber die Mitteltemperaturen wenig bedeuten. So ist Labrador mit einer Mitteltemperatur von —4° bewaldet, während Grönland mit einer solchen von + 0,5° unbewaldet ist. Vahl wendet dagegen ein, daß Brockmann-Jerosch die völlig verschiedene Sommerwärme vernachlässigt, die sicher bei der Bewaldung resp. Nichtbewaldug eine große Rolle spielt. Die Schneegrenze in den zentralen Teilen der Schweiz liegt höher als in den äußeren, da das Klima kontinentaler ist[2]).

Ein häufiger Irrtum ist, daß Schattentemperaturen und nicht solche bei voller Insolation bei den Berechnungen angewandt werden. Gerade die Summe der Temperaturen im vollen Sonnenlicht würde eine korrekte Grundlage für die Berechnung und den Vergleich der Temperaturen während einer bestimmten Periode ergeben. Die Erwärmung der Pflanze im vollen Sonnenlicht könnte z. B. eine solche Grundlage bieten, aber nur wenige solcher Messungen können als einigermaßen zuverlässig gelten (Vahl).

Ebenso ist der Unterschied zwischen der Lufttemperatur und der im Boden an den einzelnen Standorten sehr verschieden (vergl. auch unter Temperatur im Boden).

Auch bei folgenden **Formverhältnissen** spielt die Wärme eine Rolle.

Viele der erwähnten subglazialen Pflanzen, besonders die Holzpflanzen (*Salix, Betula, Juniperus* u. a.) haben die Spalierform resp. Teppichform, d. h. ihre Stämme liegen auf dem Boden, sind ihm angedrückt und verbergen sich mehr oder weniger zwischen anderen Pflanzen, Steinen und ähnlichem; erst die Spitzen richten sich auf, bisweilen fast unter einem rechten Winkel, erreichen aber nur wenige Zentimeter Höhe über dem Boden (vergl. Kap. 10). Zweifellos erlangen die Pflanzen bei diesem Wuchs eine größere Wärmemenge, als wenn sie aufrecht wüchsen, und entgehen den Winden; es ist aber die Frage, ob es nicht am ehesten die mit den trocknen, kalten Winden einhergehende Verdunstung sei, die sie in der erwähnten Weise umforme (Fig. 22).

Denselben Wuchs trifft man bei vielen Strandpflanzen (im Norden z. B. bei *Atriplex, Suaeda* und *Salicornia,* bei *Matricaria inodora,* am Mittelmeere z. B. bei *Frankenia* u. v. a.); es sind nicht nur die Seiten-

[1]) Graebner 1901.

[2]) Brockmann-Jerosch 1913.

sprosse, die sich nach allen Seiten flach niederlegen, sondern der Hauptsproß biegt sich auch, bisweilen fast unter einem rechten Winkel, über



Fig. 22. *Salix arctica* in Ostgrönland; 1/2 natürl. Größe. Vollständig niederliegender Strauch; die hin- und hergebogenen Zweige wachsen zwischen dem Kies und weder sie noch die Zweige erheben sich 1 cm über denselben. Einige Exemplare von *Stereocaulon* wachsen neben der *Salix*. (Phot. Chr. Kruuse.)

den Boden hin. Ferner beobachtet man dasselbe in Wüsten und auf Sandboden, der von der Sonne stark erwärmt wird (in Afrika z. B. bei

Aizoon Canariense, Cotula cinerea, Fagonia Cretica nach Volkens, auf unseren Sandfluren z. B. bei *Artemisia campestris, Herniaria glabra*). In dem heißen trockenen Klima des Flachlandes von Madeira sind niederliegende Formen selten, und solche Formen sind geschützt durch Sukkulenz, dichte Haarbekleidung und ähnliche Einrichtungen[1]).

Die gemeinsamen Wuchsformen haben sicher z. T. einen gemeinsamen Grund. Mit der leicht gegebenen Erklärung, daß die Pflanzen „den Stürmen entgegen" wollen, kann sich die Wissenschaft nicht begnügen. Wahrscheinlich muß der Grund in dem Unterschiede der Wärme von Luft und Boden zu der Zeit, wo sich die Sprosse entwickeln, gesucht werden. Man kann oft aufrechte und niederliegende Exemplare untereinander antreffen, z. B. an den nordischen Küsten solche von *Atriplex, Salicornia, Suaeda* u. a., was darauf hindeutet, daß kein allgemeiner, zu allen Zeiten an dem betreffenden Standorte herrschender Faktor entscheidend ist. Auch die Winde und die Windrichtung können nicht bestimmend sein, da die Individuen einer Art an demselben Strande ihre Hauptsprosse nach den verschiedensten Seiten wenden können, was ein Studium der Pflanzen unserer Küsten leicht zeigt[2]). Die Erklärung dafür muß neben individuellen Eigentümlichkeiten wahrscheinlich in der verschiedenen Erwärmung gesucht werden, die den Pflanzen während ihrer Entwicklung vom Boden her zu teil wurde, so daß sie also thermotropische Bewegungen ausgeführt hätten. Übrigens führt Krašan an, daß die Pflanzen auf homothermischem Boden, namentlich in einem Klima mit warmer Luft, aufrechte und kräftige Sprosse erhalten, auf heterothermischem Boden mit besonders alpinem Klima niederliegende. Mit der Höhe über dem Meere nimmt die Höhe der Pflanzen überhaupt ab.

Die Psychroklinie ist in verschiedenen Fällen als wirksame Ursache für den spalierähnlichen, niederliegenden Wuchs angesehen worden, wie durch die Arbeiten von Vöchting[3]) und Lidforss[4]) hervorgeht. Auch Henslow[5]) geht von dem Standpunkt aus, daß der Thermotropismus eine Rolle spielt. — Vöchting stellte z. B. durch Versuche fest, daß *Mimulus Tillingii* im Eiskasten, wie im Freien sogar Sprosse, die sich in warmer Witterung bereits aufgerichtet hatten, in der Kälte sich dem Boden wieder anschmiegten. — Figur von Psychroklinie siehe Fig. 25.

Sehr bemerkenswert sind auch die Versuche von Bonnier[6]), welche zeigen, daß große Temperaturschwankungen ein höchst wirksamer Faktor

---

[1]) Vahl 1904, b.

[2]) Warming 1906.

[3]) Vöchting 1898; von ψυχρός, kalt, kühl und κλίνω, neige, biege.

[4]) Lidforss 1902, 1906; vergl. Schröter 1904—8.

[5]) Henslow 1894.

[6]) Bonnier 1898.

für die Ausbildung der charakteristischen Tracht der Alpenpflanzen sind. Pflanzen, die er des Nachts starker Kälte aussetzte, nahmen untersetzte, kurze Stengel, schmalere, dickere und härtere Blätter an und blühten früher. Lichtverhältnisse zeigten dabei wenig Einfluß.

Auf Wegen und häufig betretenem Boden finden sich oft ähnliche niederliegende Wuchsformen, z. B. bei *Polygonum aviculare*. Der Grund ist hier wohl meist eine starke negative Heliotropie.

Rosettenbildung (s. auch Kap. 22). Viele Kräuter haben rosettenständige, flach ausgebreitete Grundblätter; selbst wenn sie gestrecktgliedrige Rhizome oder unterirdische Ausläufer haben, werden die Sprosse kurzgliedrig, sobald sie zur Oberfläche kommen. Man weiß noch kaum, welche Faktoren hier entscheidend seien; aber vermutlich spielen, außer dem Lichte, auch die Wärmeverhältnisse eine wesentliche Rolle. Teils finden sich solche Rosettenpflanzen in den Tropen auf besonders heißen und trocknen Stellen (Blattsucculenten wie *Echeveria*, *Aizoon*, *Agave*, *Bromeliaceae* u. a.), teils auch unter höheren Breiten auf Felsenboden, der von der Sonne erwärmt wird, und wo die Luft heiß ist (*Sempervivum* u. a. Crassulaceen). In großer Zahl kommen solche Kräuter in gemäßigten Ländern vor und sind namentlich für die von einer niedrigen Vegetation bedeckten, sonnigen Weiden kennzeichnend; besonders zahlreich findet man sie in den Polarländern und den Hochalpen, auf den offenen Matten und Felsenfluren, indessen kommen sie auch in großer Menge auf den Wiesen der Ebenen, viel seltener dagegen in Wäldern vor[1]). Rosettenbildungen vergl. an den Fig. 23, 24 u. 25.

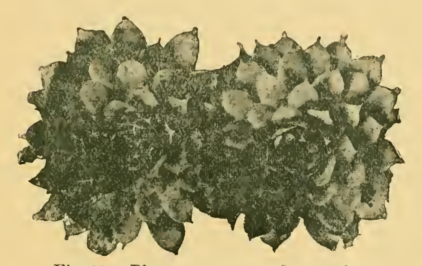


Fig 23. Blattrosetten von *Sempervivum Aeclorum* (Warming).



Fig. 24. Blattrosette der Ananas über dem Fruchtstand. (Nach Warming-Johannsen.)

[1]) Warming 1901.

Rasenbildung (plantae caespitosae) und Gestrüppbildung sind in Klimaten mit extremen Temperaturen allgemein und werden in den Polarländern und in Hochgebirgen unter anderem durch die Kälte, in Wüsten durch die mit der Hitze einhergehende starke Trockenheit und Verdunstung hervorgerufen. Die Sprosse werden kurz und krumm, dort weil es für ihr Wachstum an Wärme fehlt, hier weil die Hitze sie der Feuchtigkeit beraubt. Näheres hierüber folgt im 5. Kap. unter den Wirkungen des Windes.

Es geht hieraus hervor, daß verschiedene Bauverhältnisse anscheinend durch die Wirkung der Wärme auf die Pflanzen erklärt werden



Fig. 25. *Lesquerella arctica* auf steinigem Boden.
Die blühenden Sprosse sind aufrecht, die fruktifizierenden niederliegend.
Ostgrönland. (Phot. Chr. Kruuse.)

müssen. Anderes wird später angeführt werden, unter anderem die große Bedeutung, die der Wärmegrad der Luft für ihr Sättigungsdefizit und für die Verdunstung der Pflanzen hat; auch diese Umstände wirken auf die Pflanzenformen ein.

Daß die Verbreitung und die Verteilung der Arten im großen von Wärmeverhältnissen abhängen, ist bekannt (Zonen der Erde, Höhestufen in den Gebirgen). Bei Landpflanzenarten mit sehr großer geographischer Verbreitung wird der Abstand zwischen Maximum und Minimum in der Regel besonders groß sein (bei Wasserpflanzen verhält es sich anders). Aber überall greifen die Wärmeverhältnisse auch in die Verteilung, die Haushaltung und die Kämpfe der Vereine ein.

Die großen Unterschiede zwischen den Klimaten und der Vegetation der Küsten- und der Binnenländer beruhen auf ihnen; am deutlichsten zeigt sich dieses in den Polarländern bei der dürftigen Vegetation des kalten Küstengebietes und der Vegetation des wärmeren Binnenlandes, die sowohl an Arten als an Individuen verhältnismäßig reich ist und kräftigere Individuen enthält (über die Rolle des Lichtes vergl. S. 15).

Ferner zeigen die Polarländer große Gegensätze zwischen der dürftigeren Vegetation der Ebenen und der reicheren und üppigeren auf den sonnigen Bergabhängen; denn die Ebenen werden von den Sonnenstrahlen unter einem weit spitzeren Winkel getroffen als die Abhänge. Falls an den Polen selbst steile Berge vorkommen, so haben diese sicher eine relativ reiche Vegetation. Die Neigungswinkel und die Neigungsrichtungen (die Exposition) der Bergabhänge spielen selbstverständlich auch eine Rolle, indem der Boden und mit ihm die Luft nach den hierbei auftretenden Unterschieden verschieden erwärmt wird. Da diese und andere Verhältnisse jedoch zunächst auf die Wärme des Bodens Einfluß haben, so werden sie im 10. Kap. behandelt werden. Daß die Formenverhältnisse der Erdoberfläche sogar im kleinen pflanzengeographische Bedeutung haben können, sieht man oft auf Stellen, wo die kalte Luft in stillen Frostnächten in Einsenkungen und Tälern stehen bleibt und Erfrieren von Pflanzen verursacht. (Lauenburg i. P. verdankt seiner Lage zwischen Anhöhen, die ein verhältnismäßig mildes Klima besitzen, den Namen des „pommerschen Sibiriens"). Über das Abfließen kalter Luft und ihr Verhalten in den Gebirgen und Tälern vergl. Shreve (1912).

4. Kap. **Luftfeuchtigkeit und Niederschläge**

Das *Wasser* hat eine *außerordentliche ökonomische Bedeutung* für die Pflanze, ja eine *fast noch größere* als *Licht* und *Wärme*. Ohne Wasser keine Lebenstätigkeit weder bei Pflanzen noch bei Tieren. Seine Rolle bei der in voller Lebenstätigkeit befindlichen Pflanze ist folgende:

1. Es ist in allem Protoplasma und in allen Zellwänden als *Imbibitionswasser* vorhanden.

2. Es findet sich in den Zellen als *Zellsaft* und spielt hier unter anderem bei dem Turgur und dem normalen Wachstum eine Rolle.

3. Es ist direkt ein *Nahrungsstoff*, der bei der Assimilation verarbeitet wird.

4. Jede *Nahrungsaufnahme* aus dem Boden, jede *Osmose*, jede *Stoffwanderung* geschieht nur mit Hilfe des Wassers. Die mineralische Nahrung der Pflanze muß in aufgelöster Form vorhanden sein.

5. Die *Kohlensäure-Assimilatiou* hängt vom Wasser ab, indem sie in der Pflanze, die nicht ihren vollen Turgor hat, erschwert

ist, unter anderem, weil die Spaltöffnungen geschlossen sind, und indem sie in der welkenden ganz aufhört (Stahl u. a.).

6. Die Atmung hört auf, wenn der Wasserauftrieb unter eine bestimmte Grenze sinkt.

7. Ob die Spaltöffnungen geöffnet oder geschlossen sind und damit die Verdunstung des Wassers aus den Pflanzen steigt oder sinkt, hängt vom Feuchtigkeitsgrade des Bodens und der Luft ab. Größere Feuchtigkeit erhöht die Verdunstung.

8. Alle Bewegungen gehen nur mit Hilfe des Wassers vor sich, mögen sie auf Quellung beruhen oder Reizbewegungen sein.

9. Der Wassergehalt der Pflanze ist für ihr Leben oder Sterben außerhalb der extremen Wärmegrade entscheidend. Trockene Teile sind, wie S. 35 erwähnt, am widerstandsfähigsten.

Die Wasserversorgung ist die bedeutungsvollste Aufgabe im Haushalte einer Pflanze; es ist daher nicht auffällig, daß durch Wassermangel oder durch Austrocknen der Tod eintreten kann; aber viele Pflanzen oder Pflanzenteile können lange, starke Trockenheit aushalten. Die Grenzen des Austrocknens sind sehr verschieden; nur sehr wenige, meist niedrig stehende Pflanzen, Flechten, Moose, *Selaginella lepidophylla* und Verwandte scheinen fast vollständiges Austrocknen aushalten zu können. — Bei den Laubmoosen[1]) ist der Grad der Austrocknung, den eine Pflanze verträgt, nicht nur nach der Art verschieden, sondern schwankt bei den einzelnen Arten auch je nach dem am Standorte gebotenen Feuchtigkeitsgehalt; es zeigt sich eine große Anpassungsfähigkeit. Im Gegensatz zu einer ununterbrochenen Trockenperiode wirken schnelle Schwankungen schädlich. Die Blattzellen erweisen sich im allgemeinen weniger widerstandsfähig gegen Trockenheit als die Sproßanlagen in den Blattachseln.

Es ist auch nicht auffällig, daß nichts anderes dem inneren und äußeren Bau der Pflanzen seinen Stempel in dem Grade aufdrückt, wie ihr Verhältnis zum Wasserreichtum der Luft und des Bodens (des Mediums), und daß nichts anderes so große und so augenfällige Vegetationsunterschiede hervorruft, wie der Unterschied in der Wasserzufuhr (vergl. Kap. 9). Daß eine größere Wassermenge eine reichere Ernte gibt (mehr Blätter, Stroh, Früchte, ein größeres Wurzelsystem), hat z. B. Hellriegel nachgewiesen; hat die Pflanze wenig Wasser, so tritt Zwergwuchs (Nanismus) ein[2]). Es sei jedoch bemerkt, daß eine gewöhnliche Landpflanze nicht desto besser gedeiht, je mehr Wasser ihr in unbegrenzter Weise zugeführt wird; auch hier gibt es ein nach der Zusammensetzung, der Durchlüftung usw. des Bodens sehr verschieden

[1]) Irmscher 1912.

[2]) Kraus 1906 a.

liegendes Optimum. Der Zeitpunkt, in dem die Pflanze Wasser empfängt, kann von größerem Einfluß sein als die absolute Menge desselben; so sind z. B. zahlreiche Steppen- und Wüstenpflanzen zu ihren Ruhezeiten gegen Wasser im Boden und gegen Luftfeuchtigkeit so empfindlich, daß sie sich in unserem Klima gar nicht auf die Dauer kultivieren lassen (*Welwitschia* [*Tumboa*] usw.). Viele Zwiebel- und Knollengewächse der Steppengebiete brauchen in ihrer Vegetationszeit viel Wasser, faulen aber, wenn sie auch nur etwas zu viel in ihrer Ruhezeit bekommen. Gewisse Einrichtungen zur Ausscheidung des im Übermaße aufgenommenen Wassers besitzt die Pflanze zwar (Wasserporen, Tropfenbildung, inneres „Bluten"); aber es besteht doch eine Grenze für die zuträgliche Feuchtigkeit, Trockenheit liebende Pflanzen gehen bei verstärkter Wasserzufuhr meist bald zugrunde (vergl. indes Heidepflanzen).

Auf zwei Wegen wird der Pflanze Wasser zugeführt; aus der Luft und aus dem Boden. Von dem Vermögen des letzteren, Wasser aufzunehmen und festzuhalten, wird im 9. Kap. die Rede sein. Hier werden nur die Feuchtigkeit der Luft und die Niederschläge behandelt.

Die Feuchtigkeit der Luft. Es ist immer etwas Wasser in der Luft unsichtbar in Dampfform vorhanden, aber die Menge wechselt außerordentlich: sie steigt und fällt mit dem Wärmegrade der Luft, und die Wassermenge, die die Luft in Dampfform aufnehmen kann, ist nach der Temperatur verschieden. Die kalte Luft nimmt nicht so viel Wasser wie die warme auf, bevor sie gesättigt ist; daher treten nach den verschiedenen Zeiten des Tages und des Jahres große Schwankungen auf.

Worauf es für das Pflanzenleben am meisten ankommt, ist nicht die absolute Feuchtigkeit der Atmosphäre, sondern ihr Sättigungsdefizit, d. h. die Wassermenge, die von ihr bei einer gewissen Temperatur noch aufgenommen werden kann, also daran fehlt, daß sie gesättigt wäre; denn von diesem Defizit hängt die Größe der Verdunstung ab. Die Verdunstung von Wassser mit gleicher Temperatur wie die Luft ist nahezu proportional dem Sättigungsdefizit. Folglich ist das Sättigungsdefizit einer der bestimmenden Faktoren für die verdunstende Wirkung des Klimas[1]), wenn man die Temperatur mit in Betracht zieht. In der Regel ist das Sättigungsdefizit in der Nacht am kleinsten und am Tage am größten. In Gebirgen sind diese Verhältnisse indessen oft umgekehrt, je nachdem tägliche Änderungen des in den Tälern und an den Hängen auf- und absteigenden Windes (vergl. z. B. Föhn) eintreten. Selbst in sehr feuchter Luft kann die Verdunstung beträchtlich sein, weil die Spaltöffnungen offen bleiben und die Pflanze durch die Lichtstrahlen erwärmt wird. Der Unterschied zwischen trock-

[1]) Vergl. Hann 1908—11.

nen und feuchten Klimaten beruht auf dem Grade der relativen Luftfeuchtigkeit. Diese hat eine große ökonomische Bedeutung für die Pflanze, z. B. für das Wachstum, indem sie die Größe der Verdunstung beeinflußt.

Da die Größe der Verdunstung indessen auch von mehreren anderen Verhältnissen abhängt, unter anderem von der Temperatur, der Größe und der übrigen Beschaffenheit der Oberfläche des verdunstenden Körpers, so ist es leicht verständlich, daß die Pflanzen sehr viele Anpassungen morphologischer und anatomischer Art hervorgebracht haben, die sie befähigen, das Leben unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen zu fristen (vergl. namentlich den 2. Abschnitt). In einigen Fällen strengt sich die Pflanze an, die Verdunstung bis zu einem gewissen geringen Grade herabzusetzen, in anderen Fällen vielmehr zu fördern; gewisse Pflanzen können nur in sehr feuchter Luft assimilieren, z. B. viele Schattenpflanzen auf dem Waldboden (Moose, Farne, namentlich Hymenophyllaceen u. a.), Pflanzen in der Nebelregion der Gebirge usw.; viele von ihnen sind Epiphyten; man faßt sie unter dem Namen Hygrophyten zusammen[1]). Andere Arten sind an sehr trockene Luft angepaßt. Die Bauverhältnisse, die gegen trockene Luft schützen und auch die Verdunstung herabsetzen, sind teilweise dieselben, die gegen zu starkes Licht schützen (vergl. 2. Kap.). Es muß hier sogleich bemerkt werden, daß es sehr schwierig ist, zu entscheiden, was der Luftfeuchtigkeit und was anderen Faktoren zuzuschreiben sei, die mit jener zusammenarbeiten; die S. 26 ff. behandelten Eigentümlichkeiten der Schattenpflanzen werden kaum nur durch die größere Luftfeuchtigkeit verursacht, die im Schatten im Vergleich mit der Luft außerhalb des Schattens zu herrschen pflegt, sondern auch durch das schwächere Licht, gleichwie die Eigentümlichkeiten der Sonnenpflanzen sowohl durch starkes Licht, als durch starke Wärme und starke Verdunstung verursacht werden. Sorauer, Mer, Vesque und Viet, Lothelier u. a. haben gefunden, daß die Wirkungen von feuchter Luft den Wirkungen von Lichtmangel ähnlich sind. Die Pflanzen werden länger, gestrecktgliedrig, dünner, bleicher, die Blattflächen kleiner und dünner, durchsichtiger, und der dorsiventrale innere Bau wird verwischt, indem das Palisadengewebe nur schwach oder gar nicht entwickelt wird; die Gefäßbündel werden schwächer, die Intercellularen größer, das mechanische Gewebe schwächer oder gar nicht entwickelt u. a. Es sind sicher Transpirationsunterschiede, die sowohl in dem einen als in dem anderen Falle der Grund für diese Unterschiede des Baues sind.

Moose und Flechten können im lufttrockenen Zustande vermutlich Wasserdampf aus der Luft aufnehmen; es ist indessen sehr unsicher,

---

[1]) Grisebach schuf diesen Namen; von ὑγρός feucht und φυτόν Pflanze.

wie weit Blütenpflanzen zu ähnlicher Benutzung des Wasserdampfes befähigt sind. Möglicherweise können z. B. gewisse Haarbildungen oder die Außenzellen der Luftwurzeln von Orchideen, Araceen usw. („Velamina“ Fig. 27) die Verdichtung von Wasserdampf ermöglichen. Möglicherweise beruhen die vermeintlich wahrgenommenen Fälle auf einer durch Temperaturwechsel hervorgerufenen Ausscheidung von tropfbarflüssigem Wasser auf oder in den Pflanzenteilen. Daß welkende Pflanzen an warmen Tagen abends turgescent werden, braucht nicht auf der Verdichtung von Wasserdämpfen aus der abends feuchteren Luft zu beruhen, sondern ist unzweifelhaft besonders den Umständen zuzuschreiben, daß die Transpiration dann wegen des geringeren Sättigungsdefizits geringer ist und daß die Wurzeltätigkeit, die vielleicht ununterbrochen in die Pflanze Wasser heraufgeführt hatte, dann imstande ist, soviel oder mehr Wasser heraufzuleiten als verdunstet.



Fig. 26. *Anastatica hierochuntica,* „Rose von Jerichow“.
1. in vertrocknetem, *2.* in feuchtem Zustande (verkleinert); *3.* ein Stück eines Zweiges in natürlicher Größe. (Aus Warming-Johannsen.)

Ein anderes Verhältnis ist, daß gewisse Wüstenpflanzen hygroskopische Salze ausscheiden, die nachts aus der feuchteren Luft Wasser ansaugen; aber daß dieses Wasser, das die Oberfläche der Pflanze benetzt, auch von ihren Zellen aufgenommen und ausgenutzt werde, ist kaum richtig[1]).

Durch geringe Luftfeuchtigkeit auf der einen, die größere auf der anderen Seite sind sicher auch die Erscheinungen der Hygrochasie und der Xerochasie[2]) mit veranlaßt. Eine Anzahl Pflanzen aus Gebieten mit ausgeprägter Dürreperiode schließt nach der Fruchtreife die Samen resp. Früchte fest ein (*Anastatica Hierochuntica,* die „Rose von Jericho“ (Fig. 26), *Odontospermum pygmaeum, Lepidium spinosum, Ammi*

[1]) Volkens 1887; Marloth 1887; Massart 1898 a; J. Schmidt 1904.

[2]) Ascherson 1892; von ὑγρός feucht resp. ξηρός trocken und χαίνω klaffen.

visnaga usw.) und erst durch eine Regenzeit werden die Samen frei und können keimen. In den kühleren und damit feuchteren Gebieten, z. B. in Mitteleuropa, überwiegt dagegen ganz auffällig die Xerochasie, in feuchten Zeiten bleiben Früchte und Samen eingeschlossen und erst im trockneren Frühjahr werden sie durch Ausspreizen der Fruchtköpfe usw. entlassen (z. B. *Daucus carota*), wenn die Winterfeuchtigkeit den Sämlingen der meist Pontischen Pflanzen nicht mehr schadet.

Niederschläge. Sinkt die Temperatur bis zu einem gewissen Punkte, so daß die Luft die aufgenommene Wassermenge nicht in Luftform behalten kann, so wird sie unter einer oder der anderen der drei bekannten sichtbaren Niederschlagsformen ausgeschieden: als Nebel (Wolken), Regen (Schnee) oder Tau (Rauhfrost). Die Niederschläge werden teils vom Boden aufgenommen und kommen auf diesem Wege der Haushaltung der Pflanze zu gute (vergl. 9. Kap.), teils von den oberirdischen Teilen der Pflanzen aufgefangen, mit denen sie in unmittelbare Berührung kommen und die in gewissen Fällen zu ihrer Aufnahme angepaßt zu sein scheinen. Viele Pflanzen haben keine anderen Quellen für das Wasser als die unmittelbaren Niederschläge (Epiphyten, Felsen- und Gesteinspflanzen, das Sphagnum vieler Heidemoore).

Anpassung an die Aufnahme von Niederschlägen. Es gibt Pflanzen, die sehr leicht und schnell mit ihrer ganzen Oberfläche tropfbarflüssige Niederschläge aufnehmen und dadurch turgescent werden, z. B. Flechten, Moose, gewisse Luftalgen; diese Pflanzen ertragen zugleich in hohem Grade Austrocknung. Andere Pflanzen können an gewissen Stellen der Oberfläche benetzt werden und Wasser aufnehmen, haben jedoch andere Stellen, wo dieses nicht geschehen kann oder die schwierig benetzt werden (wegen einer dicken Kutikula, wegen Wachsüberzügen u. a.). Einige Pflanzen haben besondere Organe für die Aufnahme von Wasser aus Niederschlägen (z. B. Luftwurzeln mit eigenem Sauggewebe (Fig. 27), alte, schwammige Pflanzenreste, die begierig Wasser einsaugen, Haare, die Wasser aufsaugen können (Bromeliaceen u. a., Fig. 28—31), eigentümliche Zellen in den Blättern mit durchlöcherten Wänden (*Sphagnum*) u. a.). Vergl. hierüber spätere Abschnitte, besonders den über die Anpassungen der Xerophyten (2. Abschnitt).

Aber im allgemeinen muß man annehmen, daß Wasser von den oberirdischen Organen nur aufgenommen wird, wenn die Wurzel der Pflanze kein Wasser zuführen kann und die Pflanze keinen Vorrat mehr enthält; jene Wasseraufnahme ist für die gewöhnlichen Pflanzen zunächst ein Notbehelf (Versuche von J. Boehm 1863, Detmer 1877, Tschaplowitz 1892, Kny 1895, Wille 1887)[1].

---

[1]) Vergl. auch Burgerstein 1904.

Platzregen, namentlich die heftigen, bei Gewittern fallenden, tropischen Regengüsse, können die Pflanzenteile, besonders die jungen, noch zarten, mechanisch beschädigen[1]).

Als Schutz gegen Platzregen sollen folgende Einrichtungen Bedeutung haben: 1. Die Blätter vieler, besonders tropischer Pflanzen sind aufwärts oder abwärts gerichtet, so daß der Regen sie unter spitzeren Winkeln trifft und minder heftig wirkt (dieses und anderes im folgenden Erwähnte spielt auch bei der Beleuchtung eine Rolle; vergl. S. 22 ff.); besonders viele junge Pflanzenteile, sowohl einzelne

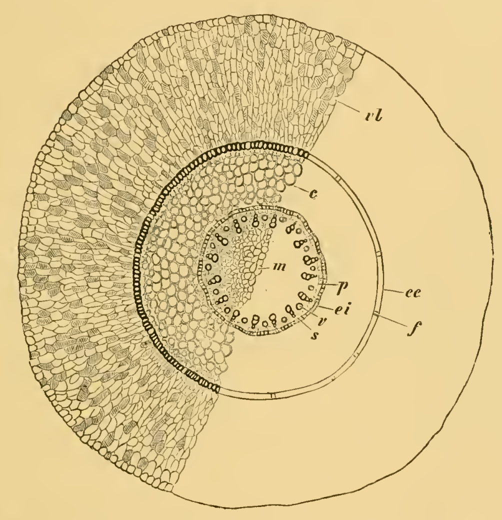


Fig. 27. Querschnitt durch die Wurzel der Orchidee *Dendrobium nobile*. *vl* Velamen (Wurzelhülle), in vielen Zellen sind die Verdickungsleisten zu sehen; *ee* Exodermis; *f* Durchlaßzellen; *c* Rinde der Wurzel; *ei* Endodermis; *p* Pericykel; *s* Holzteile; *v* Siebröhre; *m* Mark. 28 : 1. (Nach Straßburger.)

Blätter als ganze Zweige, sind hängend und richten sich erst aufwärts, wenn sie einen festeren Bau haben (viele Tropenpflanzen, *Picea* usw.). 2. Faltungen und Kräuselungen der Blattspreiten können vielleicht ähnlich wirken[2]). 3. Andere Pflanzen, die zusammengesetzte Blätter haben, führen schon Variationsbewegungen aus, wenn sich der Himmel verdunkelt, bevor der Regen selbst gekommen ist; die Blättchen werden daher unter spitzeren Winkeln getroffen werden. 4. Die fein zusammen-

[1]) Nach Wiesner 1895 war das Gewicht des größten künstlich erzeugten Regentropfen 62 g, während der größte wirklich beobachtete nur 16 g wog.

[2]) Kny 1895.

gesetzten Blätter vieler Tropenbäume werden im ganzen eine weniger leicht angreifbare Spreite darbieten als ungeteilte und breite Blätter. 5. Die leichte Beweglichkeit der Blätter oder beblätterten Zweige bietet weiter einen äußerst wirksamen Schutz gegen deren Verletzung durch Regentropfen. Der stärkste fallende Regen kann an ihnen keine andere Wirkung hervorbringen als daß die beweglichen Organe hin- und hergeschüttelt werden[1]).

Hagel kann für die Pflanzen noch vernichtender als Regen sein, aber es gibt doch kaum besondere Anpassungen zum Schutze gegen die von Hagelwetter drohenden Gefahren, obgleich man dieses gemeint hat[2]).

Nebel (Wolken) absorbiert Licht und wird dadurch die Kohlensäureassimilisation hemmen können (vergl. S. 15). Er hindert auch die Erwärmung des Bodens, und da besonders die chemisch wirksamen Strahlen absorbiert werden, so wird er auch in anderer Weise auf die Vegetation einwirken können. Gegen ihn gibt es kaum einen Schutz.

Nebel kann unter Umständen von sehr großer Bedeutung für die Wasserversorgung der Pflanzen sein und die ganze Physiognomie der Vegetation beeinflussen. Auf vielen Bergen liegt täglich in einer bestimmten Höhe (Nebelregion) eine dichte Nebellage, die große Vegetationsverschiedenheiten hervorruft. Am Nordabhang der Pyrenäen z. B. fehlen in der Nebelregion viele alpine Arten, welche sowohl in höheren als in niedrigeren Lagen vorkommen, die Matten sind an jenen Stellen artenund blütenärmer, aber dafür vegetativ üppiger. Es ist dies der größeren Feuchtigkeit und Lichtschwäche zuzuschreiben[3]). Ganz ähnliche Erscheinungen schildert Marloth aus Südafrika: „Die untere Grenze der Bergregion liegt überall dort, wo der Einfluß der Südostwolken aufhört". Im Sommer kann das Land sumpfig werden bei längerem Bestehen der Südostwolken. — Thomas beobachtete in Thüringen, daß das regelmäßige Lagern einer Nebelkappe an bestimmten Abhängen das Ergrünen der Buchen erheblich verzögert.

Taubildung ist für regenarme Gegenden von größter Bedeutung; viele, besonders tropische Gegenden würden fast pflanzenlos sein, wenn der Tau in der trocknen Zeit nicht stark wäre. Die Taubildung ist in den Tropen viel stärker als unter höheren Breiten. Sie spielt z. B. im Pflanzenleben der Wüsten Afrikas eine außerordentliche Rolle[4]); sie muß es sein, die an vielen Stellen die Frühjahrserscheinungen hervorruft, obgleich in mehreren Monaten kein Regentropfen fiel[5]). Nach Mez[6])

---

[1]) Wiesner 1895.

[2]) Kny 1895.

[3]) Marchand u. Bouget.

[4]) Volkens 1887; vergl. die ihm entlehnte Fig. 31.

[5]) Warming 1892.

[6]) Mez 1904.



Fig. 28. *Tillandsia usneoides.* Querschnitt durch eine Schuppe. Nur in drei axialen Zellen ist der Zellinhalt gezeichnet (in der obersten ist er kontrahiert durch Wirkung des Alkohols. (Nach Schimper.)

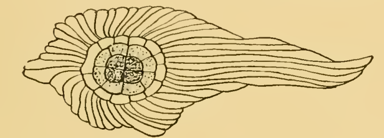


Fig. 29. Schuppe von *Tillandsia usneoides*, von oben gesehen. (Nach Schimper.)

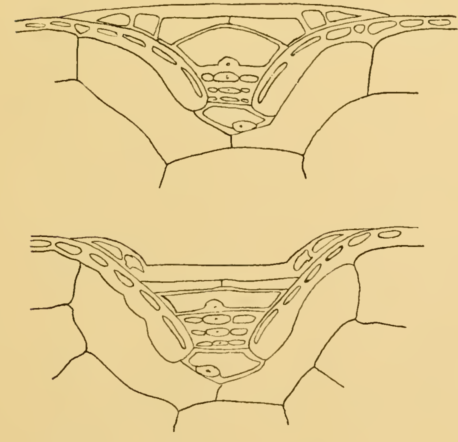
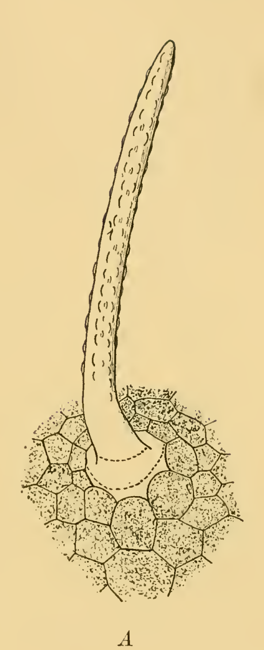


Fig. 30. Wasseraufnehmende Schuppe einer *Bromeliacee*; oben gefüllt, unten entleert. (Nach Haberlandt.)



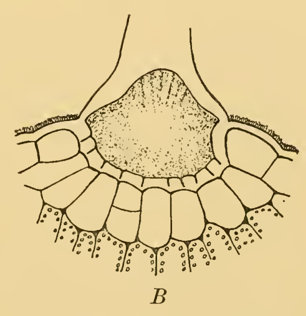


Fig. 31. *Diphotaxis harra.*
A Wasserabsorbierendes Haar und
B Basis desselben im Längsschnitt.
(Nach Volkens.)

sind einige epiphytische Bromeliaceen, z. B. *Tillandsia usneoides*, sehr befähigt, den Tau aufzunehmen, und zwar durch ihre eigentümlichen, schüppchenartigen, locker anliegenden Haare (Fig. 28—30); wenn die tauabsorbierenden Blätter ein Wassergewebe von beträchtlicher Ausdehnung haben, so liegt dies auf der unteren Seite des Blattes, auf der Oberseite aber bei Blättern, die an die Aufnahme von Regen angepaßt sind. In gemäßigten Regionen mag die Taubildung recht erheblich sein, in der größten Mehrzahl der Fälle wird sie für das Pflanzenleben aber nicht so sehr von Bedeutung sein als Quelle der Wasserlieferung, sondern weil durch sie die Verdunstüng herabgesetzt wird. Auch für das Leben unserer Heidemoore besonders der Sphagna ist der Tau höchst bedeutungsvoll; er ist auch hier in regenarmen Zeiten die einzige Wasserquelle.

Man muß annehmen, daß die Pflanzen überall an die gegebenen durchschnittlichen Wassermengen angepaßt sind. Viele Landpflanzen hängen von einer bestimmten Regenmenge ab[1]).

Schutz gegen Niederschläge. Wie die Pflanzen zu wenig Wasser erhalten können, können sie auch zu viel erhalten, von den Niederschlägen ungünstig beeinflußt werden und müssen sich gegen sie schützen. Es gibt auch hier große spezifische Unterschiede: einige Pflanzen sind nach Wiesner[2]) „regenfreundlich“ (ombrophil) und können monatelang Regen ertragen, andere sind „regenscheu“ (ombrophob) und verlieren die Blätter schnell. Xerophyten sind meist regenscheu, Mesophyten sind regenfreundlich oder regenscheu. Regenscheue Pflanzen haben meist nicht oder schwer benetzbare Blätter, während die der regenfreundlichen Arten meist leicht benetzbar sind.

Manche Verhältnisse werden als Anpassung an die Ableitung von Regen betrachtet. Jungner und Stahl haben bei Pflanzen aus regnerischen Klimaten mehrere eigentümliche Bauverhältnisse nachgewiesen, die vermutlich dazu dienen, den Regen von den Blättern schnell abzuleiten, damit er nicht die Transpiration hemme, die Pflanzen zu stark belaste, und die zugleich zum Wegspülen von Parasitensporen und ähnlichem dienen. Dazu gehören namentlich die Träufelspitzen, d. h. die außerordentlich langen, besonders bei ganzrandigen Blättern der Tropen vorkommenden plötzlichen Zuspitzungen, wodurch das Regenwasser leicht weggeleitet wird, z. B. bei *Ficus religiosa* (Fig. 32), *Theobroma cacao*, *Dioscorea*-Arten u. a.

Ob gewisse andere Verhältnisse, worauf z. B. Lundström aufmerksam gemacht hat, einen ähnlichen Nutzen haben, ist nicht ganz sicher; so werden Haarleisten, z. B. bei *Stellaria media* und *Veronica chamae-*

---

[1]) Wiesner 1894, 1897.

[2]) Wiesner 1893.

drys, als Mittel zur Wasserwegleitung aufgefaßt, desgleichen rinnenförmig vertiefte Blattnerven und Blattstiele (bei *Lamium album, Humulus lupulus, Aruncus silvester*)[1]) und Sammetblätter in dem Tropenwalde (vergl. 4. Abschn., Trop. Regenwald).

Die vitale und die morphologische Bedeutung des Wassers für die Pflanzen wird übrigens später behandelt werden können, teilweise unter den einzelnen Vereinsklassen. Hier sei nur noch einiges angeführt.

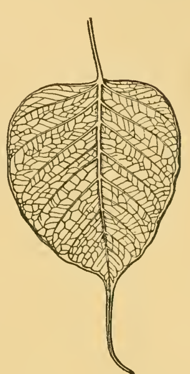


Fig. 32. Regenblatt mit Träufelspitze von *Ficus religiosa*.

Ein feuchtes Klima verlängert die Lebensdauer der Individuen und der Blätter; der antarktische Wald, z. B. in dem feuchten Klima von Neuseeland, ist immergrün; ebenso der an der Westküste von Südamerika im Gegensatze zu dem laubwechselnden Buchenwald an der Grenze des patagonischen Steppengebietes. Trockenheit hingegen verkürzt die Vegetationszeit, beschleunigt Blühen, Fruchtansatz und Samenreife, ruft eine ausgeprägte Ruhezeit und in Steppen und Wüsten die Entwicklung sehr vieler einjähriger Arten hervor.

Die geographische Bedeutung des Wassers ist noch größer als die der Wärme, weil seine Verteilung noch ungleicher ist: dieses gilt nicht nur im großen, sondern auch, und vorzugsweise, im kleinen. Das Wasser ist einer der allerwichtigsten Faktoren für die Art und die Verteilung der Vereine, aber besonders ist es doch das an den Boden gebundene Wasser, das im kleinen geographische Unterschiede hervorruft (vergl. 9. Kap.).

Nicht nur die Größe der Niederschläge, sondern auch die verschiedene Verteilung der Luftfeuchtigkeit und der Niederschläge nach Zeit und Ort hat zunächst für die Unterschiede der Vegetation im großen Bedeutung. Darauf beruht die Entwicklung äquatorialer Waldzonen, wo es das ganze Jahr regnet, die von Wüstenzonen auf beiden Seiten des Äquators mit sehr spärlichen, auf wenige Monate beschränkten Niederschlägen und die der großen, gemäßigten Waldzonen: jene Verteilung ist also ein geographischer Faktor ersten Ranges. Die Verschiedenheit der Wasserkapazität der Bodenarten und der Verlauf resp. das Verhalten des oberflächlich ablaufenden oder stagnierenden Wassers bedingen mehr die Vegetationsunterschiede auf kleinen Strecken.

---

[1]) Stahl 1893.

Die feuchteren Teile Deutschlands und die Mittelmeerländer haben ungefähr die gleiche Regenhöhe (etwa 700 bis 760 cm), aber in Deutschland regnet es fast zu allen Jahreszeiten, in Italien aber meist nur im Winter; der heiße Sommer dagegen ist trocken; daher hat Deutschland vorwiegend mesophile Vegetation, Italien aber überwiegend eine ausgesprochen xerophile.

In höheren Gebirgen hängt die Ausbildung der Regionen von der Verteilung der Niederschläge ab. Sehr oft kann man drei Regionen unterscheiden: eine untere mit spärlichem Regen, eine mittlere, die Wolkenregion mit viel Nebel und Regen (diese ist in der Folge mit Wald bedeckt) und schließlich eine dritte trockene, die über die Wolken hinausragt (so ist es z. B. am Tian-Shan, auf Madeira, Teneriffa usw.). Gebirge zeigen oft eine trockene Leeseite und eine Wetter-(Luv-)Seite mit reichlichem Regen. Die Küstengebirge eines Landes können allen Regen abfangen, so daß im Binnenlande Steppe, Savanne oder ähnliche Vereine trockener Böden herrschen, während sich in der Küstenregion reichlicher Waldwuchs entwickelt (vergl. z. B. die Küstenregion Brasiliens und die Campos im Innern).

Sobald auf natürlichem oder künstlichem Wege auf trocknem Gelände mit nur wenig überschüssigem Wasser ein Pflanzenverein aufwächst, wie z. B. ein Kiefernwald, so wird durch die Verdunstung der Pflanzen die natürliche Bodenfeuchtigkeit derart beeinflußt, daß oft kaum irgendwelches Unterholz oder Nachwuchs sich anfindet. Die Nadelhölzer und andere immergrüne Gewächse verdunsten auch im Winter, die laubwechselnden im wesentlichen nur im Sommer, dann aber viel stärker. Beides wirkt auf den Nach- und Unterwuchs (auch die Krautflora ist oft äußerst ärmlich), wie auch auf den etwa nachfolgenden Pflanzenverein sehr stark[1]).

Es ist ein sehr großer Unterschied, ob dieselbe Regenmenge gleichmäßig über einen großen Zeitraum, wie in Mitteleuropa, verteilt wird, oder ob sie in einer sehr kurzen Zeit als heftiger Gewitterregen herabfällt, während die übrige Zeit des Jahres trocken ist; die Anzahl der Regentage ist insoweit wichtiger als die Regenmenge. Im ersten Falle wird diese der Vegetation viel besser zu gute kommen können; im anderen wird der ausgetrocknete Boden nicht imstande sein, das Wasser aufzunehmen, so daß das meiste auf der Bodenoberfläche, überschwemmend und zerstörend, abläuft oder in die Tiefe sickert. Im ersten Fall erhalten wir ganz andere (mesophile) Lebensformen und ganz andere Formationen als im anderen, wo wir es mit extremeren Verhältnissen zu tun haben[2]).

---

[1]) Vergl. auch Fuller 1911.

[2]) Weikof 1887; Köppen 1900.

Es ist auffallend, wie selbst in kleineren Gebieten die verhältnismäßig geringfügigen Unterschiede in den Niederschlagsmengen große Verschiedenheiten der Vegetation bewirken können. So dominiert in den regenreicheren Teilen Norddeutschlands besonders im Nordwesten die Heide, in ihrer Begleitung wachsen eine ganze Reihe typisch atlantischer Pflanzen, die dem regenärmeren Osten fehlen. Im Osten ist dafür eine viel reichere Flora Trockenheit liebender Arten verbreitet, die sich (auch in der Kultur) gegen hohe Feuchtigkeit, besonders im Frühjahr und Herbst, sehr empfindlich zeigen[1]. — Die neuen Regenkarten der großen Stromwerke Preußens, sowie die Karten Hellmanns[2]) zeigen die Abhängig-

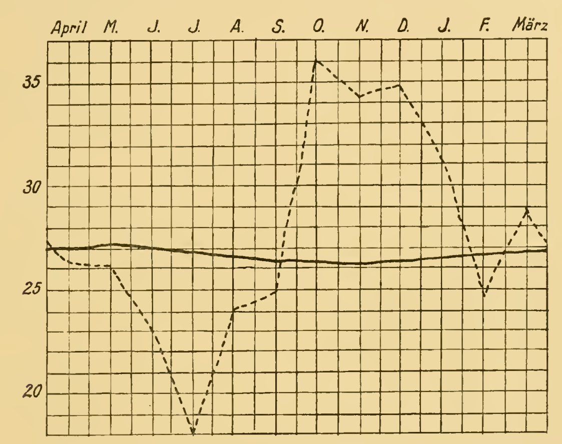


Fig. 33. Hydrothermfigur für Sumatra (nach Raunkiär).
Die Hydrothermfiguren stellen gleichzeitig Rengenmenge (punktierte Linie) in cm und Wärmemenge in Centigrade dar.

keit der Flora für Norddeutschland sehr deutlich[3]). In gebirgigen Ländern ist dieser Einfluß der Niederschlagsmengen natürlich noch viel stärker in die Augen springend[4]). Die Abhängigkeit der Landwirtschaft von diesen Dingen ist in neuerer Zeit namentlich von Engelbrecht[5]) studiert worden.

Schwache Regenmengen kommen der Vegetation oft in geringem Grade oder gar nicht zu gute, weil die Verdunstung zu stark ist und das Wasser verdunstet, bevor es in den Boden hinabdringen kann.

---

[1]) Graebner 1895, 1897, 1901, 1909, 1910 c.

[2]) Hellmann 1903, 1904 usw.

[3]) Vergl. auch Graebner 1901, 1904 (Karten).

[4]) Vergl. Ziegler 1886 (Main und Mittelrhein); Hellmann 1903 (Westfalen).

[5] Engelbrecht 1905.

Die Zeit der Niederschläge (vergl. Fig. 33 und 34) ist von größter Bedeutung. Wo in den Tropen starke Regenfälle über das ganze Jahr verbreitet sind, überwiegt der immergrüne Regenwald; wo die Niederschläge gleichfalls sehr reichlich sind, aber nur in einigen Monaten des Jahres fallen, während der Rest trocken ist, kann noch Hochwald existieren, er wird aber aus laubwechselnden Gehölzen zusammengesetzt sein. Im Mittelmeergebiete und in Südwestaustralien[1]), wo, wie oben erwähnt, die Winterregen herrschen, ist der Typus der Vegetation gänzlich abweichend von solchen Ländern, in denen der Regen im Sommer fällt. Die beiden genannten Gebiete sind als Folge der Winterregen waldarm, dagegen reich an Steppen- und Buschland, während die Vegetation mit Sommerregen, beispielsweise in Ostaustralien, durch Regenwälder und baumreiche Savannen ausgezeichnet ist. Im Mittelmeergebiete und Südwestaustralien wird durch die heißen und trocknen Sommer (Fig. 34) eine xerophile Vegetation herrschen, in den Gebieten mit derselben Menge Sommerregen dagegen wird die Vegetation mehr mesophilen Charakter tragen; in den gemäßigten Gebieten mit einer gleichmäßigeren Verteilung der Niederschläge wird die Vegetation ein mehr mesophiles Gepräge erhalten[2]). — Axel Lange[3]) hat sicher mit Recht darauf hingewiesen, daß die zahlreichen Schädigungen des Winters 1908—9, wie sie im Botanischen Garten in Kopenhagen, aber auch anderwärts (!) auftraten, sehr wesentlich auf die Trockenperiode des Herbstes 1908 zurückzuführen waren.

Gegen trockene Jahreszeiten können sich Pflanzen schützen, indem sie ihre stark verdunstende Oberfläche abwerfen, laubwechselnd werden. Andere Pflanzen, die ihr Laub auch in der Trockenzeit behalten, müssen darum Einrichtungen haben, die ihnen genügenden Schutz für diese Zeit geben. In den tropischen Gebieten mit ausgesprochener längerer Trockenperiode sind die laubwechselnden Gehölze die Regel, aber auch nur dort, wo sehr ausgesprochene Trockenperioden vorhanden sind. Volkens[4]) betont in seinen vortrefflichen Untersuchungen über den Laubfall in den Tropen: „Die die Blätter völlig abwerfenden Arten in Buitenzorg, sowohl die indigenen als die meisten eingeführten, lassen nicht erkennen, daß der Wechsel zwischen einem regenreichen und einem regenarmen Jahresabschnitt mit dem Wechsel des Laubes in ursächlichem Zusammenhang steht. Es gibt Arten, die den Wechsel regelmäßig in Jahresperioden vollziehen. Darunter sind zum mindesten ebensoviele, die zu der Zeit der höchsten, als

[1]) Diels 1906.

[2]) Vergl. 4. Abschnitt, mesophile Formationen.

[3]) A. Lange 1909.

[4]) Volkens 1912, S. 22.

zur Zeit der geringsten Niederschlagsmenge kahl werden. Es gibt andere Arten, bei denen der Wechsel regelmäßig in halbjährigen, wenige, bei denen er in vier- bis fünfmonatlichen Fristen eintritt, d. h. sowohl in der Trocken- als in der Regenzeit. Es gibt endlich Arten, bei denen die Periodizität keine regelmäßige und bestimmte Fristen innehaltende ist, bei denen Individualitätsunterschiede in so starkem Maße hervortreten, daß wir die einen Exemplare sich im feuchten, die anderen sich im trockenen Jahresabschnitt entlauben sehen."

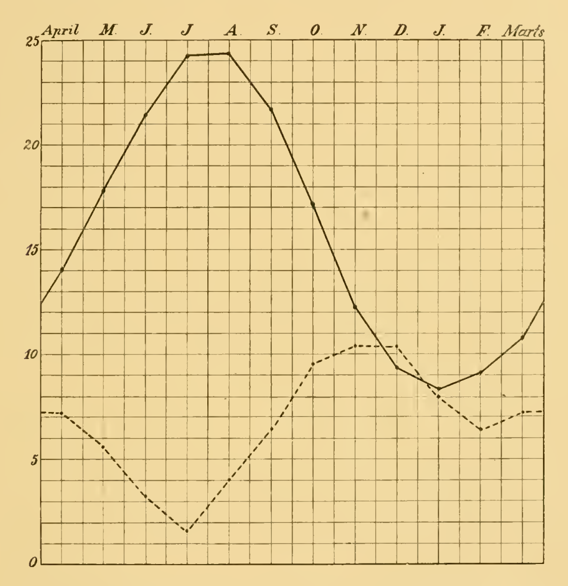


Fig. 34. Hydrothermfigur für Süditalien (nach Raunkiär, 1907).

In subtropischen (warm-temperierten) Zonen überwiegen immergrüne Bäume und Sträucher; viele Kräuter vertrocknen während der trockenen Jahreszeit. Wo in diesen Zonen Sommerregen fallen, mag vielleicht die verringerte Transpiration während der kühleren Winter die Ursache für die immergrüne Erhaltung der Blätter sein. In Gegenden mit Winterregen (Fig. 34) sind die Verhältnisse für winterkahle Gehölze ungünstig, weil die Sommer zu trocken sind; sommerkahle Gehölze sind dort nicht so häufig als immergrüne. In trockenen Gebieten mit sehr kurzer Vegetationszeit (Steppen und Wüsten) dörren alle oberirdischen Teile während der trockenen Zeit aus und die meisten Gehölze werfen ihre Blätter ab. Dabei mag erwähnt werden, daß in manchen Steppengebieten

(z. B. in Südrußland und Ungarn) die Sommermonate, in denen das Kraut vertrocknet, die regenreichsten des Jahres sind, aber einerseits ist die Regenmenge nicht groß, andererseits ist die Verdunstung in den heißen Sommermonaten bei der trockenen Luft so groß, daß das zur Verfügung stehende Wasser nicht für die Erhaltung der Pflanzen genügt. Die Frühjahrsregen sind trotz der geringeren Wassermenge erheblich wirksamer.

In kühlen gemäßigten Zonen ist der Winter im allgemeinen als eine „physiologisch trockene" Jahreszeit[1]) zu betrachten, weil während der Kälteperioden die Pflanzen kein Wasser aus dem Boden saugen können, die Verdunstung aber nicht aufhört. Die Gehölze sind deshalb entweder laubabwerfend, oder, wenn sie immergrün sind, haben sie Schutzeinrichtungen gegen zu starke Verdunstung (Nadelhölzer usw.). Nach Grisebach[2]) ist der Verdunstungsschutz bei den laubabwerfenden Gehölzen im Winter sehr wirksam, der Laubwechsel an sich aber nicht ökonomisch, weil ein gut Teil der Vegetationszeit mit der Hervorbringung neuen Laubes verbraucht wird; infolgedessen überwiegen die immergrünen Nadelhölzer in Gebieten, in denen die Länge der Vegetationszeit unter ein bestimmtes Minimum sinkt. Nach Köppen[3]) läuft die Südgrenze der Gebiete mit überwiegendem Nadelwaldbestande parallel den Linien, die die gleiche Dauer der Vegetationsperioden anzeigen. Die Kräuter in den kühleren gemäßigten Zonen sind zum großen Teil immergrün, weil sie im Winter Schutz unter der Schneedecke finden. Dasselbe gilt für die Kräuter und Zwergsträucher der arktischen Zonen.

Es ist selbstverständlich, daß die Umstände, die die Menge, die Verteilung und andere Unterschiede der Niederschläge beeinflussen, indirekt für die ökologische Pflanzengeographie Bedeutung erhalten. Solche Umstände sind besonders die topographischen Verhältnisse: Relief der Erdoberfläche, Höhe über dem Meere, Nähe des Meeres, herrschende Winde und deren Feuchtigkeitsgehalt (vergl. Kap. 19).

Wärme und Feuchtigkeit sind die beiden wichtigsten Faktoren für die Entwicklung der Vegetation. Nach den verschiedenen Mengeverhältnissen, worin sie den Pflanzen dargeboten werden und diese ihnen angepaßt sind, hat Alph. de Candolle[4]) die Pflanzen in folgende 6 Gruppen geteilt:

1. Hydromegathermen, d. h. Pflanzen, die an Wasser und an Wärme (mindestens 20° mittlere Temperatur) die größten Anforderungen stellen; ihre Heimat sind gegenwärtig besonders die tropischen feuchten Gegenden; aber früher waren sie gewiß weit verbreiteter.
2. Xerothermen, die Trockenheitspflanzen, die viel Wärme verlangen, aber an Wasser die bescheidensten Ansprüche stellen. Hierher gehören Wüsten-, Steppen- und Savannenpflanzen.

---

[1]) Schimper 1898.

[2]) Grisebach 1872.

[3]) Köppen 1900.

[4]) Alph. de Candolle 1874.

3. Mesothermen, die eine jährliche Mitteltemperatur von 15—20° und jedenfalls zu gewissen Zeiten eine recht reichliche Feuchtigkeit verlangen und anhaltende Trockenperioden nicht ertragen können. In der Tertiärzeit waren sie bis zu den Nordpolarländern verbreitet.
4. Mikrothermen, die eine jährliche Mitteltemperatur von 0—15°, geringe Sonnenwärme, gleichmäßig verteilte Niederschläge und eine durch Kälte hervorgerufene Ruhezeit beanspruchen.
5. Hekistothermen wachsen jenseits der Grenzen des Baumwuchses, wo die jährliche Mitteltemperatur unter 0° sinkt; sie ertragen lange Lichtmangel.
6. In den früheren Erdperioden gab es Megistothermen, die hohe, gleichmäßige Temperaturen (über 30°) verlangten. Es waren besonders Sporenpflanzen.

A. de Candolles Gruppen sind insofern etwas unnatürlich, als es keine Pflanzen gibt, die von der jährlichen Mitteltemperatur abhängen, die Vegetation dagegen von der Dauer der Vegetationszeit und den zuträglichen Temperaturen, von dem Minimum der Temperatur und Feuchtigkeit stark beeinflußt wird, so daß diese Daten nicht übergangen werden dürfen. Köppen[1]) schlägt deshalb folgende Anordnung vor:

1. **Hydromegathermen:** Mitteltemperatur im kältesten Monat mehr als 16° C.
2. **Xerophilen:** Der feuchteste Monat hat weniger als 12 Regentage.
3. **Mesothermen:** Mitteltemperatur des kältesten Monats unter 16° C, aber nicht für lange Zeit unter 0°.
4. **Mikrothermen:** Winter mit Perioden von längerem Frost (mit liegenbleibendem Schnee).
5. **Hekistothermen:** Mitteltemperatur des wärmsten Monats unter 10° C.

Drude[2]) unterscheidet neuerdings 18 Klimagruppen.

5. Kap. **Luftbewegungen**

Die Winde haben teils für die Pflanzenformen, teils für die Verteilung der Pflanzen in der Landschaft große Bedeutung. Diese sieht man am deutlichsten da, wo sie über große Flächen hin wehen können, ohne daß Berge, Wälder, Städte u. a. ihre Macht brechen, also besonders an Meeresküsten und auf großen Ebenen, z. B. auf den asiatischen Steppen, in der Sahara usw.; ferner auch, wo ein bestimmter Wind, namentlich der Passat, vorherrscht. Einige Winde bringen Regen, andere Trockenheit.

Die Wirkungen zeigen sich in Gegenden mit losem Sandboden, z. B. an vielen Küsten und in Sandwüsten, in der Bildung von Dünen mit einer an sie gebundenen höchst eigentümlichen Vegetation. Sie zeigen sich auf hohen Gebirgsketten in der Verteilung der Niederschläge, indem die Windseite die von den Winden mitgebrachte Feuchtigkeit auffängt (vergl. Australiens Ost- und Südostküste, die West- und Ostseite der Anden), während die Leeseite („Windschattenseite") trocken

---

[1]) Köppen 1900.
[2]) Drude 1913, S. 149 ff.

bleibt; sie zeigen sich im Anschluß hieran in der Verteilung der verschiedenen Pflanzenvereine nach ihrem Feuchtigkeitsbedarf, darin, daß viele Arten und ganze Vereine in ihrer Höhe über dem Meere beschränkt werden, und in anderen Lebensgrenzen. Sehr bemerkenswert ist die Bedeutung des Föhn für die Vegetation[1]). Der in den Gebirgen zum Aufsteigen gezwungene Wind verliert durch die Verdünnung und die damit Hand in Hand gehende Abkühlung seinen Wasserdampf als Regen. Durch die Verdichtung des Wassers wird latente Wärme frei und der Wind erhält dadurch einen Teil der verlorenen Wärme zurück. Jenseits des Berges senkt sich der Wind wieder zu Tal, wird dadurch wieder verdichtet und noch stärker erwärmt (Prinzip der Eismaschine) und bläst als sehr trockener warmer Wind (Föhn) das Tal entlang (vergl. Bezold). Diese Föhntäler sind wegen ihrer Vegetation wärmerer Klimate bekannt.

Die Winde[2]) üben, wo sie stark sind und vorzugsweise in einer Richtung wehen, namentlich auf die Formen des Baumwuchses und auf den Charakter der ganzen Landschaft einen außerordentlichen Einfluß aus. Die Bäume zeigen besonders folgende Eigentümlichkeiten in der Gestalt: sie werden niedrig, die Stämme sind oft in einer bestimmten Richtung gebogen, die Äste zugleich gekrümmt und verbogen, die Sprosse kurz, oft unordentlich verzweigt und miteinander verflochten; viele Sprosse werden auf der Windseite getötet, bisweilen findet man nur auf der Leeseite neue Sprosse; und die Kronen werden dadurch eigentümlich gestaltet, indem sie sich von der Windseite ab neigen und wie geschoren und abgerundet sind und gegen diese eine sehr dichte Oberfläche haben. Der ganze Wald oder das ganze Gebüsch neigt sich in derselben Weise von der Windseite ab[3]). Bisweilen sind es nur die von den Wurzeln und vom Grunde der Stämme ausgehenden Sprosse, die auf der am meisten ausgesetzten Seite das Dasein einigermaßen behaupten können: ein Wald wird so auf Windseite zum Gestrüppe herabsinken können, und dieses wiederum zuletzt in zerstreut und einzeln stehende, haufenförmige Individuen aufgelöst werden können (z. B. auf den Heiden Jütlands). Die Blätter werden kleiner als sonst und erscheinen oft mehr oder weniger fleckig (wie angebrannt). Ähnliche Einwirkungen des Föhnes in Ostgrönland auf Zwergsträucher und Stauden haben Hartz und Kruuse[4]) behandelt und abgebildet; hier wirken die Sand- und Steinmassen, die die Stürme mit sich führen, auf der Windseite in besonderem Grade abschleifend und zerstörend („Sandgebläse", Fig. 38).

---

[1]) Vergl. Hann 1897.

[2]) Über die Wirkungen der Winde vergl. Fig. 35—38.

[3]) Vergl. Früh 1901.

[4]) Hartz und Kruuse 1911; Hartz 1895.

Über diese letztere Wirkung vergl. auch Adamović [1]). Nicht nur in den Polargegenden und Hochgebirgen, sondern auch in den heißen Wüsten, wo oft heftige Stürme wehen, kann man diese abschleifende Wirkung

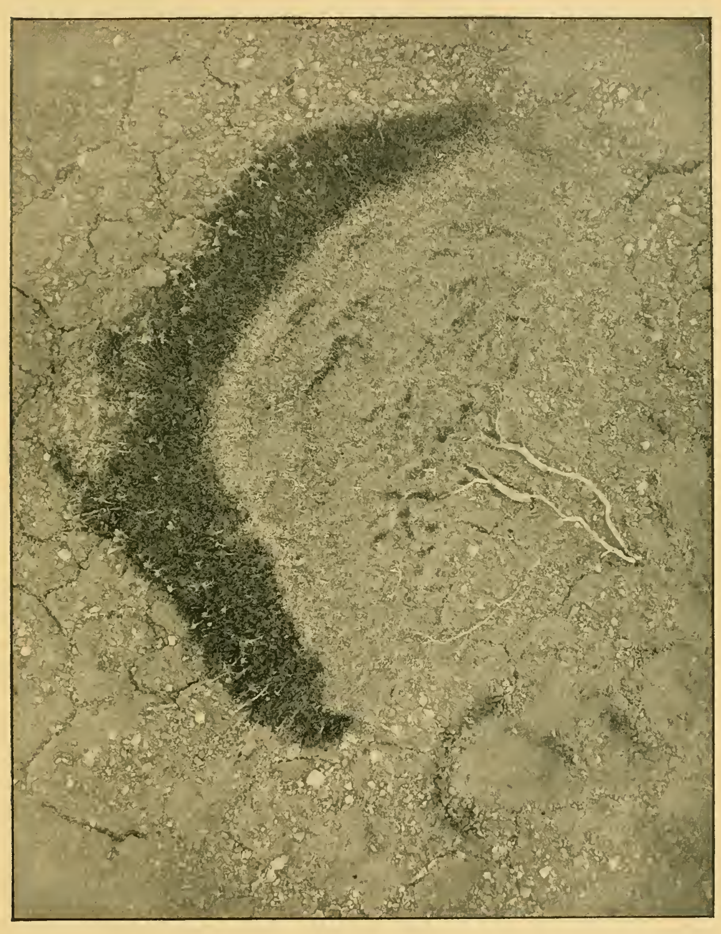


Fig. 35. Rasen von *Dryas octopetala* in Ostgrönland, durch den Wind sind die Äste kahlgelegt. (Nach Hartz u. Kruuse.)

des Windes beobachten; in Nordafrika z. B. kann man die harten Polster von Anabasis aretioides stark abgeschliffen finden.

[1]) Adamović 1909; Bernátsky 1901.

Windschäden könne eine allmähliche Herabdrückung der Waldgrenzen bewirken. Nach Flahault sind die „prairies pseudoalpines“ durch Austrocknung der Voralpenwiesen entstanden — die meisten Wiesenelemente gingen zugrunde und solche Flächen wurden dann mit xerophilen Gräsern, subalpinen und alpinen Sträuchern bedeckt.

Über die Gründe für diese Wirkungen des Windes sind die Meinungen sehr geteilt gewesen. A. Einige, z. B. Borggreve, nehmen an, daß alles dieses wesentlich durch die mechanische Wirkung des Windes auftrete, dadurch daß die Sprosse und die Blätter gegeneinander gebogen, geschüttelt und gepeitscht werden; daß die Stürme Bäume zerbrechen und Wälder umstürzen können, ist auch bekannt. B. Andere, z. B. Focke, meinen, daß es besonders die von den Meereswinden mitgeführten Salzteilchen (s. S. 11) seien, die den Pflanzen schaden; aber dieselben Formenverhältnisse beobachtet man auch weit innen in den Ländern, z. B. beim Eichengestrüppe im inneren Jütland. C. Andere meinen, daß die Kälte schuld sei; aber an den tropischen Küsten, z. B. in Westindien, sieht man unter der Einwirkung des Passates dieselben Formen auftreten, wie unter unseren Breiten, und jeder Gegenstand, der Schutz gewährt, hebt die Wirkung des Windes auf (Fig. 37).

Die Wahrheit ist wahrscheinlich, daß besonders die durch den Wind hervorgerufene Verdunstung, also die Austrocknung der Grund sei, was Wiesner 1887, Kihlmann 1890 und Warming 1884 und in meinen Vorlesungen 1889 ausgesprochen haben[1]).

Das größte Gewicht legt Hansen[2]) auf die Wirkung des Windes, er will ihm einen entscheidenden Einfluß auf die Mehrzahl der Pflanzenvereine zuschreiben. In der recht einseitigen Behandlung der Frage geht er entschieden zu weit, auch erscheint die frühere Litteratur nicht genügend berücksichtigt. Warming[3]) hat sich deshalb energisch gegen ihn gewandt.

Der Wind wirkt austrocknend, desto mehr, je stärker er ist. Er trocknet den Boden aus, der dadurch fest und humusarm wird; dem Winde stark ausgesetzte Stellen erhalten eine verhältnismäßig xerophile Vegetation. Er trocknet die Pflanzen aus, und diese müssen, um sich gegen Austrocknung zu schützen, den Verhältnissen angepaßt sein. An Stellen, die gegen austrocknende Winde geschützt sind, entwickelt sich die Vegetation anders, als wo der Schutz fehlt.

In ruhiger Luft werden die den Pflanzen zunächst angrenzenden Luftteile dampfreich, und die Verdunstung wird gehemmt. Durch die Luftbewegung werden sie beständig weggeführt, und neue, weniger dampfreiche kommen mit den Pflanzenteilen in Berührung. Selbst wenn die Luft sehr reich an Wasserdampf ist, wird ihre ununterbrochene

[1]) Warming 1884, S. 99.
[2]) Hansen 1901, 1903.
[3]) Warming 1902, 1903; vergl. auch Buchenau 1903.

Erneuerung eine starke Verdunstung herbeiführen. Je trockener die Luft und je stärker der Wind ist, desto stärker wird selbstverständlich die Austrocknung werden. Föhnwinde wirken deshalb z. B. besonders austrocknend. Durch diese Verdunstung werden das Längenwachstum der Sprosse und der Blätter gehemmt (Zwergwuchs), viele Blätter und



Fig. 36. *Empetrum*-Heide in Westgrönland, vom Winde deutlich beschädigt. (Phot. A. Jessen.)



Fig. 37. *Croton flavens* von den dänischen westindischen Inseln, arg vom Passatwinde mitgenommenes Exemplar. (Phot. Dr. Börgesen.)

ganze Sprosse getötet, so daß unregelmäßige Verzweigung entsteht, und hierdurch werden alle beobachteten Erscheinungen ungezwungen erklärt. Daß die Kronen die gegen die Leeseite allmählich aufsteigenden Gestalten erhalten, wird durch den Umstand verursacht, daß die näher an der Windseite gelegenen Sprosse, sowohl tote als lebende, die auf der Leeseite befindlichen Teile gegen zu schnelle Lufterneuerung schützen.

Wir werden also auch hier auf die wesentliche Bedeutung des Wassers für das Leben zurückgeführt.

Die Gefährlichkeit des Windes wächst, je jünger das Laub ist. Im Kaplande fällt die Wachstumsperiode der Hartlaubgewächse (Proteaceen u. a.) in eine Zeit, wo Winde selten sind, die der eingeführten Bäume dagegen in eine windige Zeit, daher leiden diese, jene nicht (Marloth).

Weiter wird die Gefährlichkeit des Windes vermehrt, wenn die Wurzeltätigkeit der Pflanze zugleich durch die Kälte des Bodens gehemmt wird, so daß der Wasserverlust nicht oder schwierig gedeckt wird (Schimpers Waldfeindliches Klima). Deshalb wintern bei uns in schneearmen Wintern Getreide und andere Pflanzen aus. Dieser Umstand ist namentlich in Polarländern und in Hochgebirgen wichtig.

Die Gewalt des Windes ist an der Erdoberfläche viel geringer als in einiger Höhe über ihr, daher erscheinen niedrige Pflanzen viel besser vor dem Winde geschützt, als sich höher erhebende[1]. Die S. 42 erwähnte Spalierform der in diesen Gegenden wachsenden Sträucher kann somit auch durch den Wind verursacht werden, und oft sieht man sich die Sprosse gerade von der Windseite wegwenden.

Die Rasen- und Polsterbildung bei den Kräutern, die unter ähnlichen ungünstigen Verhältnissen in windigen, kalten Gegenden leben, kann offenbar in derselben Weise hervorgerufen werden[2]. Selbst die arktischen Moose zeigen einen ähnlichen Bau[3]. Jene Kräuter erhalten wegen Wassermangel kurze Sprosse und kleine Blätter, werden im ganzen sehr niedrig, zwergig; sie haben eine reiche Verzweigung, daher einen oft außerordentlich dichten Wuchs und sind im kleinen den Sträuchern eines Gestrüppes sehr ähnlich. Oft werden Polsterpflanzen, z. B. von *Silene acaulis*, auf der Windseite ausgetrocknet und getötet (vergl. Fig. 3).

Daß die Trockenheit wirklich solche Formen hervorrufen kann, wird durch Pflanzen bestätigt, die in trockenen, heißen, aber ziemlich windstillen Wüstengegenden wachsen.

Auch die Querschnittsform der Baumstämme wird vom Winde beeinflußt, indem sie in der Windrichtung einen größeren Durchmesser erhält als senkrecht zu dieser (exzentrisch).

Die Pflanzen haben natürlich eine verschiedene Widerstandskraft gegen den Wind. Von den in Dänemark häufigen Bäumen sind folgende die widerstandsfähigsten: *Pinus montana* Mill., *Picea Canadensis* (= *P. alba*), sowie einige Weiden- und Pappelarten, die daher auch die Arten sind, die hier für Waldkulturen auf Dünen und Heiden den größten

---

[1]) Wiesner 1887.

[2]) Vergl. Kjellman 1884, S. 174, Figur von *Draba*; Öttli 1903.

[3]) Kihlman 1890; G. Andersson 1902.

Wert haben. Die Bedeutung des Schutzes gegen den Wind wird dadurch einleuchtend. Einen solchen Schutz bieten im ganzen Erhöhungen im Gelände, sowie andere natürliche und künstliche Schutzwehren; ein genaues Studium wird oft lehren, daß nach der Dichtigkeit, der Höhe, dem Bau, den Entwicklungsverhältnissen und der Artenzusammensetzung eine sehr verschiedene Vegetation auf der Windseite und der Leeseite einer solchen Schranke auftreten kann, selbst wenn diese nur ein unbedeutender Fels, ein Stein oder ein Strauch ist. Gewisse Hügel im mittleren Jütland erscheinen, von Osten betrachtet, oft be-

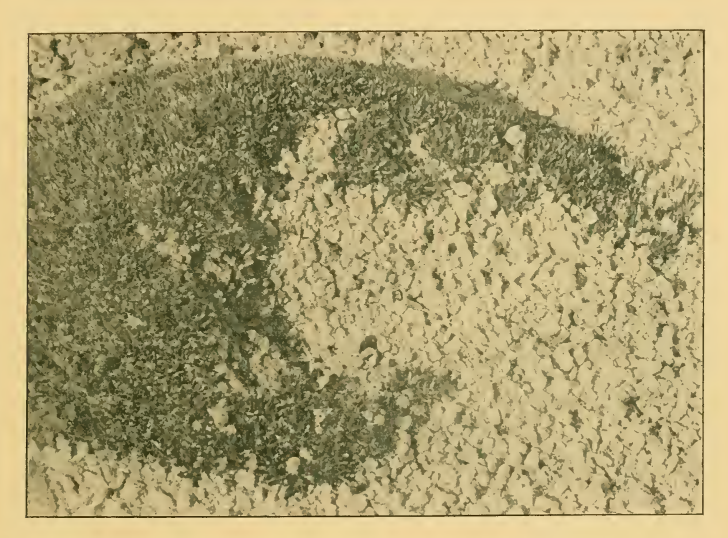


Fig. 38. *Silene acaulis.* Winderosion durch Grus verstärkt; Ostgrönland. (Phot. Ch. Kruuse.)

waldet, aber mit Heide bedeckt, wenn man von Westen über sie hinsieht. In unseren Buchenwäldern ist die Bodenvegetation an den Stellen, wo Licht und Wind einwirken können, verschieden von der an den Stellen, wo sie ausgeschlossen sind. Der Wind wirkt hier zugleich indirekt schädlich, indem er die Laubdecke wegführt, die den Boden schützt und in dessen Natur auf verschiedene Weise eingreift (15. Kap.), und indem er die Veränderung des Humus in Rohhumus veranlaßt. Die arktische und die alpine Vegetation haben einen sehr wichtigen Schutz in dem Schnee [was z. B. Kihlman[1]) nachgewiesen hat], und da sich dieser

---

[1]) Kihlman 1890; vergl. auch Th. C. E. Fries 1913.

besonders in den windstillen und ruhigeren Einsenkungen ablagert, wird die Vegetation in diesen auch aus diesem Grunde ein ganz anderes Gepräge erhalten, als bei den höheren, sturmumbrausten Stellen (Näheres C. Schröter 1904—8 und im 16. Kap.). Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Pflanzendecke an sehr windigen Stellen offen und undicht wird.

Die erwähnten Schutzwehren gegen den Wind sind topographisch. Viele Pflanzen haben durch Anpassung besondere Bauverhältnisse erworben, sowohl morphologische, als anatomische, wodurch sie geschützt werden. Hierher gehören namentlich Knospenschuppen, Deckhaare, alte Blatt- und Stengelreste, die lange sitzen bleiben, xerophil gebaute Blätter u. a., was später zu behandeln sein wird (vergl. auch S. 37—39).

Verteilung der Vegetation. Es sei noch angeführt, daß, wenn viele Gegenden der Erde baumlos sind, dieses großenteils den Winden zuzuschreiben ist, aber auch zugleich der Kälte und anderen für das Wachstum ungünstigen Verhältnissen. Die Winde tragen so teilweise dazu bei, die polaren Waldgrenzen sowie die Höhengrenzen für Wald und Gebüsch in den Hochgebirgen abzustecken.

Auf höheren Gebirgen beginnen die Wälder dort aufzuhören, wo sich die Gebirgskette in einzelne Gipfel teilt. Über diese Grenze kann Wald noch dort gedeihen, wo ein lokaler Schutz vor dem Winde vorhanden ist, z. B. in den Kratervertiefungen von Java[1]). Ebenso ist der Windschutz in Tälern der Grund, weshalb Wälder oft weiter in Arktische Gebiete vorschreiten; als Beispiel seien die die Lena und den Mackenzie-Fluß begleitenden genannt. Middendorf[2]) war der erste, der darauf hinwies, daß der Wind der Verbreitung der Wälder häufig ein Ziel setzt. Neuerdings ist besonders Schimper für die starke Wirkung dieses Faktors eingetreten[3]).

Der Nutzen der Winde für die Vegetation muß besonders darin gesucht werden, daß ihr neue Kohlensäure zugeführt wird und daß die Windbestäuber (vergl. viele Nadel- und Laubbäume) bestäubt und daß die Samen verbreitet werden; viele unserer gemeinen Bäume haben gerade Samenverbreitung durch den Wind, die meisten anderen solche

---

[1]) Schimper 1893.

[2]) Middendorf 1867.

[3]) Die Wichtigkeit des Windes ist in einer anziehenden und eingehenden Form von Kihlman (1890) behandelt worden, neuerdings noch von A. Hansen 1901, 1902, Warming 1902, 1903, Bernátsky 1901, Buchenau 1903, Massart 1907, 1910, Marloth 1909; vergl. sonst noch Früh 1901; Norton 1897; Ganong 1899; L. Klein 1899, 1905, 1914; Kraus 1905; Klinge 1890; Schimper 1898; Schenck 1905. — Litteratur über Windwirkungen vergl. Bernbeck, Engl. Jahrb. XLV, 471.

durch Vögel[1]). Über die Eigentümlichkeiten der steppenlaufenden Pflanzen vergl. Steppen und Wüsten.

Anhangsweise sei hier auf die **Wirkung der Elektrizität** hingewiesen. Daß Blitzschläge den Bäumen stark zusetzen können, ist bekannt, ebenso, daß in bestimmten Lagen, besonders solchen mit hohem Grundwasserstande, in den die Wurzeln hineinragen, die Blitzschläge so häufig sind, daß die Lebensdauer der Waldbäume erheblich verkürzt wird. Neuere statistische Aufnahmen haben gezeigt, daß die alte Bauernregel, daß die Blitzgefahr unter den verschiedenen Baumarten äußerst verschieden ist, eine gewisse Berechtigung besitzt. Die Eiche wird sehr viel öfter getroffen als die Buche, und von der Weißbuche (*Carpinus*) scheinen nachgewiesene Fälle zum mindesten äußerst selten zu sein.

Besonderes biologisches Interesse bieten aber die neueren Untersuchungen von Tubeuf[2]). Dieser Forscher beobachtete, daß an exponierteren Lagen in Gebirgen, auf Kuppen usw., ja selbst auf kleinen Hügeln in der Ebene, Nadelhölzer, vorzugsweise Fichten, ohne jede erkennbare Ursache wipfeldürr wurden oder sogar abstarben. Selbst in Norddeutschland (z. B. im Gebiete der Lüneburger Heide!) sind solche Bilder zu sehen. Da weder irgendwelche Wirkungen von Parasiten, noch Verletzungen (Blitzschlag usw.) zu finden waren, kam Tubeuf auf den Gedanken, daß hier wohl die strahlende Elektrizität, wenn größere Spannungen zwischen der Erde und den Wolken ausgeglichen werden, das wirksame Agens sei. Umfangreiche Experimente im Laboratorium bestätigten seine Annahme; im verdunkelten Raume konnten die Entladungen photographisch aufgenommen werden, und die absterbenden Bäume zeigten das typische anatomische Bild.

---

[1]) Vergl. Warming 1867; Sernander 1901; P. Vogler 1901 b.

[2]) Tubeuf 1903, 1905, 1906.

II. Edaphische Faktoren

6. Kap. Die Beschaffenheit des Nährbodens

Von der Beschaffenheit des Nährbodens (den edaphischen Faktoren; physikalischen und chemischen Faktoren) hängen die Standorte der Pflanzen, ihre topographische Verteilung, im höchsten Grade ab. **Der Wasserreichtum und der Nährstoffgehalt** des Bodens sind dessen **allerwichtigste** Eigenschaften.

Für die Autophyten gibt es zwei sehr verschiedene Formen des Nährbodens: **Wasser** und **Erde (Boden)**. Beide müssen den Pflanzen Platz und Nahrung geben, sowie äußere Bedingungen für die Aufnahme und die Zubereitung der Nahrung enthalten; beide Formen besorgen dieses auf äußerst verschiedene Art und müssen jede für sich behandelt werden. Die Luft hingegen ist kein Nährboden für ein an sie besonders gebundenes Pflanzenleben, sondern nur ein einstweiliger Aufenthaltsort für Organismen, die fast alle unsichtbar, aber in unzähliger Menge vorhanden sind, welche nach den Jahreszeiten und den Örtlichkeiten wechselt, in der Nähe von menschlichen Wohnungen, namentlich in den großen Städten, am größten ist, auf Ozeanen, in Hochgebirgen und in Wäldern am kleinsten ist. Die wichtigste geographische Rolle der Luft ist, für zahllose Organismen resp. deren Verbreitungsmittel Mittel und Weg zur Bewegung von einem Orte zum anderen zu sein (Luftströmungen).

Das Wasser im allgemeinen und seine für die ökologische Pflanzengeographie wichtigsten Eigenschaften werden Kap. 20, 31 behandelt. Die Eigenschaften des Bodens hingegen werden im folgenden erörtert; sie hängen von den physikalischen und den chemischen Verhältnissen der Bodenteile ab.

7. Kap. Der Bau des Bodens

Der Begriff Boden wird hier in weitem Sinne gebraucht und umfaßt 1. den festen Fels, 2. den losen, durch Verwitterung gebildeten Boden, sowie 3. den sekundären, von Verwitterungsprodukten an anderen Stellen gebildeten losen transportierten Boden.

1. Die Eigenschaften der festen Felsen hängen von der Natur der Gesteinsart ab und können nach Härte, Porosität, Erwärmungs- und Ausstrahlungsvermögen sehr verschieden sein, was z. B. solche Gegensätze wie Granit-, Schiefer- und Kalkfels zeigen.

2. Verwitterungsböden: Durch mechanische Lockerung und chemische Zersetzung der Felsen entsteht loser Boden; die wirkenden Kräfte sind namentlich Wasser und Temperaturänderungen, sowie der Sauerstoff und die Kohlensäure der Luft. In gewissen Fällen spielen dabei niedere Pflanzen, z. B. Flechten und Bakterien, eine Rolle. Chemische Zersetzung und mechanische Lockerung gehen fast immer Hand in Hand.

3. Der sekundäre Boden entsteht durch Umlagerung und teilweise durch Trennung der verschiedenen Teile des Verwitterungsbodens; die umlagernden Kräfte sind namentlich Wasserströmungen (Alluvium), Gletscherablagerungen (Diluvium) und Winde. Die Flüsse häufen an



Fig. 39. Schema für die Zusammensetzung des Erdbodens.
Links eine jüngere Wurzel, deren Epidermiszellen (*e*) Wurzelhaare (*h*, h^1) bilden. Die Wurzelhaare wachsen zwischen den festen Bestandteilen des Bodens (*N*, *S* usw.) hindurch. β Wasser, γ, δ usw. Luft. (Nach Sachs, vergl. Warming-Johannsen.)

ihren Mündungen Massen loser Stoffe auf, die sie von den Gebirgen mitgeführt haben (Po, Nil, Ganges u. a.); die Gletscher haben in der Eiszeit riesige Bodenmassen nach anderen Stellen geschafft (z. B. aus Schweden und Norwegen nach Dänemark und Norddeutschland) und tun dieses noch gegenwärtig; das Meer führt in seinen Strömungen andere Massen mit sich. Der Wind lagert Sand aus dem Meere und von sandigem Boden im Binnenlande in der Form von Dünen ab, er führt auch feine Bodenteilchen von der Bodenoberfläche weg und lagert sie auf Stellen ab, wo es Schutz gibt (Löß, vergl. v. Richthofen).

Die Eigenschaften des losen Bodens hängen von vielen verschiedenen Verhältnissen ab, namentlich von der Feinheit, der chemischen Beschaffenheit, der Lagerung, dem Zusammenhange usw. der Bestandteile, was im folgenden näher behandelt wird.

Oft entstehen aus Schwemmlandsboden neue Gesteinsarten, z. B. Sandstein, Schiefer, Konglomerate, mit anderen Eigenschaften als

beim ursprünglichen Fels und mit anderer Rolle im Haushalte der Pflanze.

Der lose Boden hat folgenden Bau: Er ist ein Gemisch von 1. festen Teilen, 2. Luft (8. Kap.) und 3. Wasser (9. Kap.).

Die **festen Teile des Bodens** sind:

a) Größere mineralische Teile, von Steinen verschiedener Größe und Menge bis zu äußerst kleinen Sandkörnern hinab (Korngröße 0,25 bis 2 mm); wird der Boden in Wasser geschlämmt, so schlagen sie sich schnell nieder.

b) Außerordentlich kleine, staubförmige Teile, die beim Schlämmen im Wasser lange schweben bleiben. Sie lassen sich von

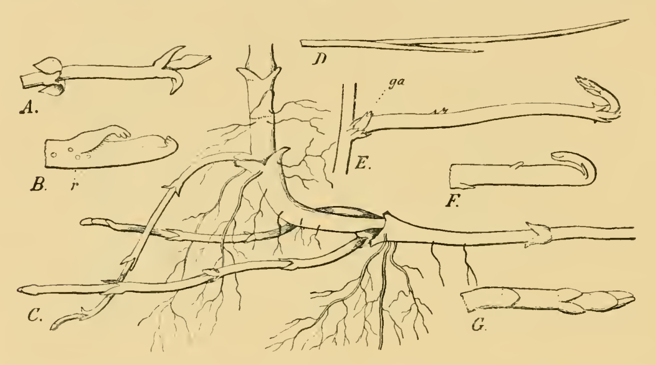


Fig. 40. Grundachsenbildung im losen Boden. Enden der unterirdischen Ausläufer von *Stellaria nemorum* (*A*), *Chrysoplenium alternifolium* (*B*), *Circaea Lutetiana* (*C*), *Agropyrum* (*D*), *Vicia sepium* (*E*), *Pirola umbellata* (*F*), *Lysimachia thyrsiflora* (*G*). *ga* Beiknospe; *r* Wurzeln. (Gez. von E. Warming.)

dem Sande sehr leicht abschlämmen. Ihre chemische Zusammensetzung schwankt natürlich sehr stark; vorwiegend sind sie aber zusammengesetzt aus Aluminium-Silikaten und Eisen- und Calcium-Verbindungen. Sie alle und ihre verschiedenartige Mischung haben einen wesentlichen Einfluß auf die den Pflanzen verfügbaren Nahrungsmengen, auf die Absorptionskraft und viele andere physikalischen Eigenschaften des Bodens.

c) Humusstoffe, die von toten Körpern oder von ausgeschiedenen Teilen der Pflanzen oder der Tiere stammen. Durch Oxydation verschwinden sie. Viele Humusstoffe zeigen ihre organische Herkunft deutlich und geben dem Boden eine meist schwarze oder dunkelbraune Farbe.

Diese dreierlei Bestandteile findet man in fast allen Bodenarten.

Alle Teile, die so groß sind, daß sie nicht durch ein Sieb mit 0,3 mm Lochweite gehen können, werden nach W. Knop Bodenskelett



Fig. 41. Düne mit *Elymus arenarius.* Insel Fanö an der dänischen Nordseeküste. (Phot. Wesenberg-Lund.)

genannt (Grobsand, Kies und Steine, die durch das Sieb weiter in verschiedene Gruppen getrennt werden können), alle anderen Teile Feinerde. Namentlich die Feinerde spielt im Pflanzenleben eine Rolle, teils direkt als Pflanzennahrung, teils indirekt durch ihre Fähigkeit, wichtige Pflanzennahrungsstoffe zu absorbieren, und durch ihre rein physikalischen Eigenschaften. Beimischung von Steinen und Kies verändert jedoch die physikalischen Verhältnisse des Bodens bedeutend.

Porenvolumen[1]). Die Mischung, die relativen Mengeverhältnisse und die Lagerung der genannten festen Bestandteile sind in verschiedenen Böden sehr verschieden. Diese lassen zwischen sich kleine Hohlräume („Poren“). Die Summe dieser in einem gegebenen Boden befindlichen, nicht von festen Teilen erfüllten Räume nennt man sein Porenvolumen. Der Boden ist sehr reich an zusammenhängenden Räumen, die in desto höherem Grade Kapillarräume werden, je enger sie sind. Dieses erhält für die Vegetation große Bedeutung. Vergl. S. 73, Fig. 39.

Diese Poren werden von Luft und Wasser je nach ihrer Größe und nach anderen Umständen in verschiedener Menge erfüllt. Im Gebiete des Grundwassers sind die Poren wohl fast ganz mit Wasser erfüllt; an der Oberfläche einer Sanddüne, die langer Trockenheit ausgesetzt war, haben wir den anderen Gegensatz: den größten Luftgehalt und die kleinste Wassermenge.

Einige Bodenarten sind mehr oder weniger krümelig oder können es werden, d. h. ihre verschiedenen Körnchen bleiben nicht einzeln, sondern vereinigen sich zu größeren Körnern oder Klümpchen, die man Krümel nennen kann. Man findet die Krümel besonders im Humus; sie werden nach Darwin, P. E. Müller u. a.[2]) oft durch die im Boden lebenden Tiere, namentlich durch Regenwürmer und Insektenlarven, hervorgebracht, indem sie deren Exkremente oder Klumpen solcher sind (vergl. 18. Kap.). Krümeliger Boden erhält andere Eigenschaften als der aus Einzelkörner bestehende: er ist loser, wird leichter durchlüftet, nimmt Wasser leichter auf und läßt die Pflanzenwurzeln leichter hinabdringen. Beim Garten- und Ackerbau sucht man die Krümelbildung des Bodens zu befördern, indem man ihn umgräbt und pflügt, so daß sich sein Volumen durch physikalische Faktoren (besonders durch Frost) leichter ändert, und indem man anderen Boden oder andere Stoffe, namentlich Sand, Humus und Mergel beimischt, die seine Bindigkeit verändern.

Die Bindigkeit des Bodens. Die Kraft, womit die Bodenteilchen zusammenhängen, ist sehr verschieden; als Gegensätze können genannt werden: Die Düne, deren Sandkörner in trockenem Zustande

---

[1]) Vergl. Ramann 1893, 1905 ff.

[2]) Darwin 1881; P. E. Müller 1887 a.

ganz lose liegen, und der Tonboden; auch Humus hat geringe Bindigkeit. Man unterscheidet festen, strengen (schweren), mürben (milden), lockeren, losen und flüchtigen Boden; der feste wird



Fig. 42. *Casselia*-Wurzelknolle aus Lagoa Santa. Nat. Gr. (Nach Warming.)

durch Austrocknen hart, erhält Risse und bildet Krusten, wodurch die unterirdischen Teile der Pflanzen zerrissen werden können; die Teile des flüchtigen Bodens werden durch Austrocknen voneinander getrennt und sind so leicht, daß der Wind sie wegführen kann. Die Bindigkeit

hängt unter anderem von der Größe und der chemischen Beschaffenheit der Körner ab; je kleiner die Körner, desto größer ist im allgemeinen die Bindigkeit.

Die Pflanzenformen und die Vegetation im ganzen werden von der Lockerheit oder Bindigkeit des Bodens sehr stark beeinflußt. In losem Boden (wie Sand, Schlamm, Humus in Wäldern, *Sphagnum* und ähnlichen) wird die Bildung langer, reich verzweigter und tiefgehender Wurzeln und langer, wagerechter, gestrecktgliedriger Grundachsen (Ausläufer Fig. 40, Rhizome) begünstigt, sicher deshalb, weil der Widerstand, der während des Wachsens überwunden werden muß, gering ist[1]; dadurch wird wiederum geselliges Auftreten befördert, und die Landschaft kann sogar eine besondere, gleichförmige Physiognomie erhalten, z. B. durch *Ammophila* und *Elymus* in Dünen (Fig. 41), *Phragmites* und *Scirpus lacuster* in Sümpfen. Ein solcher Boden trägt oft Bäume, und die Grundachsenbildung zeigt verschiedene Formen. Der feste, stark bindige Tonboden hingegen, der durch Austrocknen hart wird und Risse erhält, paßt für solche Pflanzen nicht gut; hier sind besonders Pflanzen mit senkrechten, kurzen, dicken Rhizomen (Knollen, Zwiebeln) oder mit mehrköpfigem Rhizom und mit Rasenbildung heimisch, z. B. auf den Campos Brasiliens, Fig. 42[2]. Der feste, plastische Ton ist für die Pflanzen kein günstiger Boden und kann, wenn er unter anderen Schichten auftritt, ein fast undurchdringliches Hindernis für die Pflanzen bilden. Derartiger Boden trägt oft eine extrem xerophil ausgeprägte Vegetation. Der feste Fels (ohne auflagernden losen Boden) ist für jene Pflanzen gleichfalls gar nicht passend, kann aber zulassen, daß sich Pflanzen der zweiten Art in seinen Spalten und Klüften als Chasmophyten[3] ansiedeln, und trägt im übrigen nur solche Pflanzen, die sich durch besondere Haftorgane auf seiner Oberfläche festsetzen können (Lithophyten).

Übrigens muß bemerkt werden, daß der Wurzelbau der verschiedenen Arten sehr wenig bekannt ist, und daß in den Unterschieden des Wurzelbaues oft die Erklärung des Vorkommens der Arten zu suchen sein dürfte.

Die Kapillarität des Bodens spielt bei seiner physikalischen Beschaffenheit eine sehr große Rolle. Sie hängt besonders von der Größe und der Lagerung der Körner ab. Je kleiner die Körner und je dichter sie gelagert sind, desto größer ist die Kapillarität; krümeliger Boden hat geringere Kapillarität als aus Einzelkörnern bestehender; Steine und Kies im Boden setzen gleichfalls die Kapillarität herab.

---

[1]) Henslow 1895.

[2]) Warming 1892; Lindman (1900) nennt diese mehr oder weniger knollenförmigen und verholzten Grundachsen „Xylopodia“.

[3]) Öttli 1903. Vergl. 4. Abschn., Felsvegetation.

8. Kap. **Die Luft im Boden**

Diese hat für das Pflanzenleben eine äußerst eingreifende Bedeutung; alle lebenden unterirdischen Teile brauchen (wie alle anderen lebenden Teile) Luft (Sauerstoff), um atmen zu können; in sehr nassem Boden ersticken gewöhnliche, an luftreichen Boden angepaßte Landpflanzen, es findet Alkoholgärung, Kohlensäurebildung, dadurch Absterben und dann Fäulnisprozesse statt (vergl. Sorauer 1909), und „Humussäuren" werden neben Kohlensäure in größerer Menge gebildet (der Boden wird „sauer") und ist oft kaum imstande Pflanzen zu tragen, ehe er nicht wieder durchlüftet ist. Die Durchlüftung des Bodens hängt wesentlich von seinem Bau ab; je poröser und loser er ist, desto leichter die Durchlüftung. Landmann und Gärtner bearbeiten den Boden mit Pflug und Spaten, durch Entwässern, Grabenziehen, Brachlegen unter anderem deshalb, um die Durchlüftung des Bodens zu veranlassen. Der holländische Landwirt senkt den Grundwasserspiegel seiner Wiesen in den Herbst- und Wintermonaten bis zu 1 m Tiefe, um den Boden zu durchlüften, aber in den übrigen Monaten (in der Vegetationszeit) nur bis zu $^1/_2$ m, und dasselbe geschieht auf den Wiesen von Söborg auf Seeland[1]) usw. Durch Rohhumusbildung in Wäldern wird auch ein Luftabschluß bewirkt, daher das Absterben solcher Wälder[2]) (P. E. Müller).

Die Bodenluft, die im Boden befindliche Luft, ist von der in der Atmosphäre etwas verschieden; sie enthält mehr Kohlensäure und weniger Sauerstoff, namentlich in den tieferen Schichten, und der Grund hierfür ist gerade die Atmung der unterirdischen Pflanzenteile, Pflanzen (Bakterien, Pilze) und Tiere, sowie die Zersetzung der organischen Massen. Die Kohlensäuremenge ist übrigens verschieden nach dem Reichtum des Bodens an organischen Stoffen, nach der Vegetation, der Neigung und der Feuchtigkeit des Geländes, nach der Größe der Bodenteilchen, nach der Tiefe (die obersten Bodenschichten haben weniger Kohlensäure als die tieferen) und nach der Wärme (Jahreszeiten).

Je größer der Sauerstoffgehalt des Bodens und damit des Bodenwassers ist, desto lebhafter wachsen die Wurzeln und desto stärker ist die Stoffproduktion der betreffenden Pflanzen. Sauerstoff führenden Wasseradern folgen die Wurzeln mit großer Energie (Drainzöpfe usw.)[3]).

Der innere Bau der Pflanzenteile ist mit dem Luftgehalt im Einklange; in sehr nassem Boden können in der Regel nur solche Pflanzen gedeihen, die große innere Lufträume haben, welche in der

[1]) P. Feilberg 1891.

[2]) P. E. Müller 1884, 1887; Grebe 1896; Graebner bes. 1904, 1910.

[3]) Hesselman 1910.

ganzen Pflanze miteinander in Verbindung stehen und wodurch die Luft der Atmosphäre selbst zu den entferntesten Wurzelspitzen und Rhizomteilen gelangen kann (Wasser- und Sumpfpflanzen; Schachtelhalme in festem Tonboden; abweichend davon die Pflanzen in den viel mehr Luft enthaltenden Heidemooren). Näheres im 2., 4. Abschnitte.

9. Kap. Das Wasser im Boden

Das Wasser ist der dritte Bestandteil des Bodens. Es wird von den festen Bodenteilen angezogen und umgibt sie mit einer dünneren oder einer dickeren Schicht, so daß die Luft im Wasser kleine Blasen bildet (Sachs; vergl. Fig. 37, S. 73).

Die Wassermenge ist an verschiedenen Stellen und an derselben Stelle zu verschiedener Zeit sehr verschieden. Man unterscheidet nach Norlin folgende Stufen, die in der Regel nur schätzungsweise bestimmt werden: 1 = sehr trocken, 2 = ziemlich trocken, 3 = ziemlich frisch, 4 = frisch, 5 = etwas feucht, 6 = feucht, 7 = sehr feucht, 8 = ziemlich naß, 9 = naß, 10 = sehr naß (vergl. Hult). Bei feineren wissenschaftlichen Untersuchungen muß die Wassermenge in Prozenten des Bodengewichtes oder -volumens ausgedrückt werden. Der Wassergehalt des Bodens wird praktisch am allerbesten nach den auf ihm wachsenden Pflanzen beurteilt; denn kein Faktor hat außer dem Nährstoffgehalt einen solchen Einfluß auf die Verteilung der Arten, wie der Wassergehalt des Bodens[1]).

Die Wassermenge im Boden ist für das Pflanzenleben wegen der S. 35 ff. behandelten außerordentlichen Bedeutung des Wassers in der Ökonomie der Pflanze einer der allerwichtigsten direkten Faktoren. Das Wasser muß in gewissen, für jede Art bestimmten Grenzen vorhanden sein (bei Kulturpflanzen gewöhnlich nicht dauernd etwa über 60%); zu viel oder zu wenig ist hier wie allenthalben schädlich, nur viele Heidepflanzen können (natürlich nur auf nährstoffarmem Boden) sowohl im trockenen Sande als im ganz nassen Moore gedeihen. Die Bedeutung des Wasserreichtums des Bodens (das Vorhandensein einer genügenden Nährstoffmenge selbstredend vorausgesetzt) für das Pflanzenleben geht z. B. aus Versuchen von Fittbogen mit Hafer hervor; auf Böden, deren Feuchtigkeit zwischen 40 und 80% wechselte, war in dem Ernteertrage kein großer Unterschied; aber bei einer Feuchtigkeit von 20% wurde nur die Hälfte geerntet, und bei 10% nur $^1/_8$ jenes Ertrages. Wassermangel im Boden verursacht stets eine mangelhafte Ernährung der Pflanzen, weil die Wurzeln die Nahrung aus solchem Boden nur mit Schwierigkeit aufnehmen können.

---

[1]) Hult 1881; Gola 1910; Clements 1905.

EUG. WARMING'S LEHRBUCH DER ÖKOLOGISCHEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Dritte umgearbeitete Auflage

von

Eug. Warming und P. Graebner
Prof., Dr. phil. København
Prof., Dr. phil. Berlin-Lichterfelde

Zweite Lieferung

Bogen 6—15

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1915

Auch indirekt hat das Wasser Bedeutung, nämlich für das Tierleben, das sich im Boden entwickeln kann, und für die hier lebenden Bakterien; eine gewisse Feuchtigkeit ist für die Humusbildung notwendig.

Das Wasser im Boden ist 1. chemisch gebundenes Wasser, das in der Ökonomie der Pflanze meist keine große Rolle spielt (nur die üppig grünenden Pflanzen auf dürren Gipshügeln, zu Zeiten in denen am Granit alles verdorrt ist, scheinen wenigstens teilweise von dem Kristallwasser des gelösten Gipses zu leben: Südharz), 2. aus dem Wasserdampfe der Luft absorbiertes Wasser, 3. aus den Niederschlägen aufgenommenes und kapillar festgehaltenes Wasser, 4. emporgesogenes Grundwasser oder dieses selbst.

Das Grundwasser ist das über undurchlässigen Bodenschichten angesammelte Wasser, das sich nach dem Gesetze der Schwere bewegt oder in der Erde, ganz wie das oberirdische Wasser, in Seen stehen bleibt. Die chemische Zusammensetzung, die Kapillarität, das Wasserleitungsvermögen usw. des Bodens haben hier Bedeutung; eine Tonschicht dient meist als Unterlage des Grundwassers, auch Felsboden, selten Ortstein; Sand und Kies lassen das Wasser hindurchgehen. Das Grundwasser kann viele lösliche Teile, besonders Kalksalze, enthalten, ist aber, wenn es tief liegt, in der Regel arm an Pflanzennahrungsstoffen (es ist „rein“), weil die oberen Schichten diese zurückgehalten haben; auch von Bakterien ist es rein, da diese in den oberen Bodenschichten abfiltriert worden sind.

Der Stand des Grundwassers und dessen Schwankungen nach den Jahreszeiten hängen teils von der Größe der Niederschläge, teils von der Höhe der Verdunstung ab, sind von wesentlicher ökologischer Bedeutung und spielen besonders in den Wüsten eine sehr große Rolle. Seen, Wiesen-(Grünland-)moore und Wasserläufe sind eigentlich offene Grundwasserflächen. In vielen Fällen liegt das Grundwasser für gewisse Pflanzen zu hoch; in anderen Fällen tritt es so tief auf, daß die Pflanzenwurzeln es weder unmittelbar noch mittelbar benutzen können; in noch anderen Fällen in einer solchen Tiefe, daß sie es zu gewissen Jahreszeiten erreichen können, zu anderen nicht. In diesen Fällen spielt der Umstand eine große Rolle, wie hoch das Wasser kapillar emporgehoben werden kann.

An Fluß- und Seeufern kann man leicht die schnellere oder allmähliche Abnahme des Wassergehaltes (Zonation) mit der zunehmenden Entfernung vom Gewässer je nach der geringeren oder größeren Durchlässigkeit der das Gewässer umgebenden Böden beobachten.

Der Stand des Grundwassers beeinflußt selbstverständlich die Wärme des Bodens (vergl. 10. Kap.).

Es hat für die Vegetation Bedeutung, ob das Grundwasser steht oder langsam strömt; in stehendem Wasser wird der Sauerstoff schnell verbraucht, es werden Säuren gebildet oder durch anaerobe Bakterien Fäulnisprozesse eingeleitet (Buttersäuregärung, Grubengasbildung u. a.); über stehendem Grundwasser findet man daher eine andere Vegetation als über langsam bewegtem. Der Unterschied zwischen Wiesen- (Grünland-) und Heide-(Hoch-)mooren beruht zum größten Teil darauf, aber auch auf den Schwankungen des Grundwassers nach den Jahreszeiten. Wiesenmoore leben fast ausschließlich vom Grundwasser, Heidemoore fast oder gar ganz ausschließlich von den atmosphärischen Niederschlägen (Schnee, Regen und Tau, vergl. S. 52, 4. Kap.).

Die Fähigkeit der Pflanzen, das Wasser nutzbar zu machen, ist sehr verschieden, schon wegen der verschiedenen Wurzeltiefe. Trockene Sommer haben eine große Bedeutung für die einzelnen Arten, also für ihre Verbreitung wie für ihren Anteil an den Pflanzenvereinen, gewisse Arten leiden leichter oder sterben eher ab als andere[1]). Bäume mit tief gehenden Wurzeln können selbst in trockenen Jahren gut gedeihen, wenn sie das Grundwasser erreichen. Nach Ototzky sinkt der Grundwasserstand stets in der Nachbarschaft der Wälder und liegt immer höher in einer an den Wald grenzenden Steppe, da eben die Bäume viel Wasser verbrauchen.

Wie stark die Jahresschwankungen resp. deren Einfluß auf den Wassergehalt sind, zeigt die Tatsache, daß nach den trockenen Sommern 1912 und 1913, trotz der letzten Winterfeuchtigkeit, in Norddeutschland stellenweise der Boden (besonders Diluviallehm) kaum mehr als 1 m von oben her durchfeuchtet war, die Bodenschichten darunter waren dort pulvertrocken. An den trockenen Formationen (sonnige Hügel usw.) waren schon 1913 zahlreiche Bäume abgestorben.

Die Bedeutung des Grundwasserstandes erkennt man besonders klar z. B. in Dänemark. Hier sind die chemischen Unterschiede des von den Gletschern zermahlenen und angesammelten Bodens kaum so groß wie in Gebirgsländern, wo der Fels der Oberfläche nahe liegt und durch seine chemische Natur vielleicht auf die Vegetation einwirkt. Ein Beispiel hierfür liefern die Sandebenen bei Skagen in Jütland. Grundwasser in 3″ Tiefe, im Sommer gibt es hier eine *Juncus*-Vegetation und Wiesenmoorbildung; bei solchem in 6″ Tiefe spielen Moos (*Hypnaceae* usw.) und Cyperaceen noch eine Rolle, aber es beginnen Gräser zu erscheinen; bei 9″ Tiefe werden diese vorherrschend; bei 12″ tritt in gewöhnlichen Sommern normaler Graswuchs auf; bei 15″ gedeiht Getreide in etwas warmen Sommern gut, bei 18—24″ in kalten bis feuchten Sommern; bei 30—40″ ist der Boden für Getreide unbrauchbar, und es entwickeln

[1]) Vergl. Dehérain 1892 und andere.

sich Trockenheitspflanzen[1]). Andere Beispiele findet man bei demselben Forscher, der überhaupt die Bedeutung des Grundwasserstandes stärker als vielleicht die meisten anderen — und mit Recht — hervorgehoben hat. Viele Bäume erhalten auf einem Boden mit hochliegendem Grundwasser eine besondere Tracht oder können gar nicht gedeihen. Andere Beispiele findet man bei Warming[2]); in diesen Fällen muß jedoch näher untersucht werden, welche Rolle der Grundwasserstand und welche das Wasserhebungsvermögen u. a. Eigenschaften des Bodens spielen.

Auch periodische, mehrere Jahre umfassende Schwankungen im Grundwasserstande kennt man; sie sind von großer pflanzengeographischer Bedeutung (Brückners 45 Jahrperiode). Hier sei auch an Blytts Theorie über wechselnde feuchte und trockene Erdperioden mit entsprechendem Wechsel der Vegetation erinnert, der wenigstens, soweit man in Norddeutschland beobachten kann, sicher z. T. auf Grundwasserschwankungen, Wasseraufstau, Erosion usw. zurückführbar ist[3]).

Für die Teile des Bodens, die über dem Grundwasserspiegel liegen, sind folgende Eigenschaften für ihren Wasserreichtum wichtig: das Filtrationsvermögen des Bodens, seine Hygroskopizität, sein Wasserhebungsvermögen, seine Wasserkapazität sowie die Menge der Niederschläge (vergl. 4. Kap.) und der Zufluß von Oberflächenwasser.

Das Filtrationsvermögen des Bodens. Die Niederschläge dringen nicht in allen Bodenarten gleich leicht hinab; der Unterschied zeigt sich z. B. deutlich, wenn man über Sand, Ton und Humus Wasser ausgießt. Folgende Faktoren spielen hierbei eine Rolle: Die Kapillarität des Bodens, die Art und die Trockenheit der Bodenteilchen.

Je stärker die Kapillarität ist, desto langsamer sinkt das Wasser ein. Sehr feinkörnige Böden, besonders Ton- und gewisse Humusböden, sind für Niederschläge fast undurchdringlich, wenn die Körner dicht gelagert sind, und umgekehrt sinken die Niederschläge desto leichter ein, je grobkörniger und loser der Boden ist. Falls der Boden reich an größeren Steinen oder an Spalten und Löchern ist, z. B. an Regenwürmergängen, so wird dieses auf die Geschwindigkeit des Einsinkens einwirken: Steine machen sie geringer, Spalten und Löcher größer.

Im übrigen dringt das Wasser am leichtesten in Quarzsand, schwieriger in Humus (einschließlich Heidehumus), am schwierigsten in Ton ein. Tonboden läßt also sowohl wegen der Feinheit als auch wegen der sonstigen Natur seiner Teile Wasser schwierig einsickern.

---

[1]) Feilberg 1890; vergl. S. 270, wo angegeben wird, wie sich die Vegetation eines Gebietes mit dem Fallen des Grundwasserspiegels allmählich verändert.

[2]) Warming 1887, 1890, 1891.

[3]) Graebner 1901, 1909, besonders 1910 a, b.

Sind die obersten Erdschichten sehr trocken, so vergeht einige Zeit, bevor sie so benetzt werden, daß daß Wasser einzusickern beginnen kann.

Das Eindringen des Wassers ist für die Vegetation wichtig, namentlich in regnerischen Zeiten.

Die Hygroskopizität des Bodens. Jeder poröse und trockene Boden kann Wasserdampf absorbieren, aber in sehr verschiedenem Grade. Die Größe der Hygroskopizität hängt von der Porosität und der Temperatur des Bodens ab. Auch die chemische Beschaffenheit der Bodenteile spielt eine Rolle, was z. B. folgende Versuche von Schübeler zeigen. 5 g Quarzsand nahmen in 72 Stunden kein Wasser auf, Kalksand nahm 0,015 g, Ackererde 0,1 g, Tonboden 0,245 g, Humus 0,6 g Wasser auf.

Es ist übrigens nicht ganz sicher, ob die beobachtete Aufnahme von Wasserdampf wirklich einer Absorption durch den Boden und nicht vielmehr einer Art Taubildung bei wechselnder Temperatur des Bodens zuzuschreiben sei (P. E. Müller, Ebermayer).

Der aufgenommene Wasserdampf wird für die Pflanzen immer zuträglich sein, weil er nur aufgenommen wird, wenn die Erde trocken ist; nie kann er zu viel Wasser zuführen. Aber anderseits ist er allein nicht imstande, trockene Erde mit Wasser zu versehen, das für die Pflanzen hinreicht; diese verwelken, bevor der Wassergehalt des Bodens so sehr gesunken ist, daß eine Absorption von Wasser stattfindet.

Das Wasserhebungsvermögen des Bodens. Das Vermögen des Bodens, aus den tieferen Schichten Wasser emporzuheben, ist für das Pflanzenleben selbstverständlich von Bedeutung. Es muß zwischen der Höhe und der Geschwindigkeit unterschieden werden, wohin und womit das Wasser gehoben wird. Sie hängen unter anderem von der Kapillarität und der Beschaffenheit der Körner ab. Quarzsand hebt das Wasser schnell, Tonboden und andere sehr feinkörnige Böden heben es langsam, Kalksand und Humus ziemlich schnell. Aber die Steighöhe ist bei Sandboden am kleinsten (nach Versuchen von Ramann[1]) bei feinkörnigem Sande nur ca. 40 cm über dem Grundwasserspiegel), größer bei Tonboden und am größten bei Torfboden. (Die weitverbreitete Ansicht indessen, daß die Sphagna in den Heidemooren das Wasser aus dem Grunde heraufheben, ist irrtümlich[2]). Werden die Körner eines Bodens über 2—3 mm groß, so werden seine Poren zu groß, um kapillar wirken zu können.

Das Wasserhebungsvermögen wird für die Vegetation namentlich dann wichtig, wenn die Verdunstung an der Bodenoberfläche stark

---

[1]) Ramann 1893, 1905.

[2]) Graebner 1901; C. A. Weber 1902.

wird. Im übrigen kann ein geringes Wasserhebungsvermögen für wasserarmen Boden nützlicher sein als ein starkes, weil der Boden dann nicht leicht austrocknet.

Unter der Wasserkapazität des Bodens versteht man sein Vermögen, tropfbarflüssiges Wasser aufzunehmen und festzuhalten. Sie wird durch die Wassermenge gemessen, die ein gewisses Gewicht oder besser ein gewisses Volumen Boden festhalten kann, und hängt von der Adhäsion des Wassers an den Bodenteilen ab, die nach der Kapillarität des Bodens und nach der Natur der Körner verschieden ist.

Die Wasserkapazität ist desto größer, je zahlreicher und feiner die Kapillarräume im Boden sind und je gleichförmiger ihre Größe ist, weil die adhärierende Oberfläche dadurch wächst. Quarzsand mit 1—2 mm Korngröße hält nur etwa $^1/_{10}$ von dem fest, was solcher von 0,01—0,07 mm Korngröße festhalten kann (Wollny)[1].

Die Wasserkapazität ist nach Versuchen (Schuebler, Wollny) bei Quarzsand am geringsten, bei Kalksand größer, bei Tonboden und feinem, reinem Kalkboden noch größer, bei den Humusböden am größten. Bei diesen wird die Wassermenge unter anderem durch das Imbibitionswasser, das sich in den organischen Teilen findet, vermehrt; Torfboden hat von allen Bodenarten die größte Wasserkapazität[2].

Einige Bodenarten zeigen eine so starke Adhäsion des Wassers, daß sie bei Wasserzufuhr die Zwischenräume zwischen ihren festen Teilen erweitern und also ihr Volumen vergrößern, d. h. daß sie quellen, und sich umgekehrt bei Wasserverlust zusammenziehen, womit eine Veränderung der Eigenschaften verbunden ist; naß sind sie weich und teilweise plastisch, trocken hart und spröde. Dieses gilt namentlich von Ton- und Torf- (bes. Heidetorf-) boden.

Im allgemeinen ist der Boden nicht mit Wasser gesättigt (außer natürlich in Sümpfen und an ähnlichen Stellen in der Nähe des Grundwassers); in mit Vegetation bedecktem Boden wird das Maximum der Kapazität nicht erreicht werden, weil die Pflanzen wegen der Transpiration beständig Wasser verbrauchen. Viele Pflanzen gedeihen nur in Boden, der nicht mit Wasser gesättigt ist.

Die Austrocknung des Bodens hängt von verschiedenen Faktoren ab, teils von den erwähnten Eigenschaften des Bodens, teils vom Wasserverbrauche der Pflanzen und der Tiere, teils von der Verdunstung.

Die Verdunstung hat selbstverständlich auf den Wasserreichtum des Bodens und dadurch auf den Haushalt und die Beschaffenheit der Pflanzendecke großen Einfluß. Der Boden hält eine gewisse Menge

---

[1]) Vergl. Livingston 1901, 1903, 1905.

[2]) Über die oft plötzlichen Verschiedenheiten dicht nebeneinander liegender Böden vergl. Kraus 1911.

Wasser zurück, selbst wenn er der stärksten natürlichen Verdunstung ausgesetzt wird. Die Kraft, womit das Wasser festgehalten wird, ist für die Vegetation von großer Bedeutung. Sehr lehrreich ist hier das Verhalten verschiedener Humuserden. Heidetorf (aus Heidemooren, ist aus Sphagnumresten zusammengesetzt) trocknet gleichmäßig aus und bewahrt im Innern lange eine milde Feuchtigkeit. Wiesenmoorboden kann an der Oberfläche pulvertrocken sein, in geringer Tiefe noch schmierig naß, das Wasser gleicht sich schlecht aus. Diese Eigenschaft macht ihn für gärtnerische Kulturen unbrauchbar[1]).

Die Faktoren, die auf die Verdunstung einwirken, sind teils innere, teils äußere:

Innere Faktoren sind solche, die an den Boden selbst gebunden sind, also der Bau des Bodens, die Form der Bodenoberfläche (rauh oder glatt) usw. Aus losem Boden verdunstet weniger Wasser als aus festem, weil sein Vermögen, Wasser zu heben, kleiner ist; Krümelbildung setzt die Verdunstung herab. Boden mit mittelgroßen Körnern läßt am meisten Wasser verdunsten, großkörniger Boden wenig. Die Durchlässigkeit der leichten Böden, besonders der Sandböden, verhindert das Festhalten oder die Ansammlung größerer Wassermengen in den Oberflächenschichten, befördert also große Schwankungen und schnelles Austrocknen.

Auch Farbe und Art des Bodens spielen eine Rolle. Aus dunklerem Boden verdunstet mehr als aus hellerem; die Stufenfolge ist schwarz, grau, braun, gelb, rot, weiß. Aus Quarzsand und Humusboden ist die Verdunstung am schnellsten, aus Kalksand und Tonboden am langsamsten; Masure konnte Sand und Humus in 3 Tagen soweit wie möglich austrocknen, Tonboden und Kalk in 7 Tagen. Aber die Menge des in einer gegebenen Zeit verdunsteten Wassers ist desto größer, je größer die Wasserkapazität des Bodens ist; hier steht Humus obenan und Quarzsand zu unterst. In einem Versuche von Masure hielt Humus 41 %, Sand nur 2,1 % zurück. Die Verdunstung ist aus einem mit Wasser gesättigten Boden größer als einer gleichgroßen Wasserfläche.

Zu den äußeren Faktoren, die auf die Verdunstung aus dem Boden einwirken, müssen gerechnet werden: Das Sättigungsdefizit der Luft (vergl. S. 49), der Neigungsgrad und die Neigungsrichtung (Exposition) der Oberfläche, die Stärke und die Trockenheit der Winde (S. 66), sowie die Vegetation der Oberfläche.

Eine Pflanzendecke vermehrt die Größe der Oberfläche und verbraucht ununterbrochen Bodenwasser, das durch Verdunstung aus den Blättern und anderen oberirdischen Teilen entweicht. Ein bewachsenes Feld trocknet schneller aus als ein Brachfeld (natürlich unter gleichen

[1]) Graebner 1907.

übrigen Umständen). Die Pflanzendecke trocknet in ihrer Vegetationszeit den Boden aus, aber in verschiedenem Grade je nach den Wärmeverhältnissen und der Art der Pflanzen (Kräuter trocknen stärker als Bäume aus, Gräser trocknen besonders stark aus); aus Versuchen von Colding geht hervor, daß kurzes Gras bei Kopenhagen im April bis September viel mehr Wasser verbraucht, als die Niederschläge betragen. Feilberg[1]) hat diese für die Monate Mai, Juni, Juli und August auf 0,55 Hektar Land und auf einen Tag ungefähr zu 400, 500, 350 und 300 Kubikfuß berechnet; diese Zahlen sind natürlich nur annähernd und ändern sich nach den Verhältnissen. Der Wassergehalt des Bodens nimmt also vom Frühjahre zum Herbste ab; in dieser Jahreszeit ist er am kleinsten und kann 5 bis 7 % weniger betragen als im Frühjahre, worauf er im Winter zunimmt, bis das Pflanzenleben aufs neue erwacht. Die Unterschiede zwischen den Arten beruhen teils auf der Größe der Summe der Blattflächen und auf dem Blattbau, teils auf der Natur des Wurzelsystems, darauf, ob dieses nahe der Oberfläche oder tief liegt; verschiedene Arten werden in Wäldern dadurch zu Unkräutern, daß sie das Wasser verbrauchen, bevor es die Baumwurzeln erreicht. Hierdurch kann auch erklärt werden, daß eine Art auf demselben Standorte oft weniger geschützt ist als eine andere.

Die Wurzeln können das Bodenwasser übrigens nur bis zu einem gewissen Grade verbrauchen. Je mehr der Wassergehalt eines Bodens abnimmt, desto stärker wird der Rest des Wassers festgehalten, und zuletzt kommt ein Punkt, wo die Pflanze kein Wasser mehr aufnehmen kann, obgleich vielleicht noch große Mengen zurückgeblieben sind. Sachs[2]) hat dieses durch Versuche mit Tabakspflanzen nachgewiesen. Eine junge Pflanze begann zu welken, als der Boden (dunkler Humus) noch 12,3 % seines Trockengewichtes Wasser enthielt; die Wasserkapazität des Bodens wurde durch sein Trocknen bei 100° zu 46 % jenes Gewichtes bestimmt; also hat die Pflanze nur 33,7 % aufnehmen können, der Rest war ihr unzugänglich. Unter ähnlichen Verhältnissen welkten die Pflanzen in Lehmboden und in Sandboden, als diese noch 8 und 1,5 % enthielten. Nach Versuchen von Heinrich begannen Pflanzen in grobkörnigem Sandboden erst zu welken, als der Wassergehalt auf 1,5 % gesunken war, aber in Torfboden welkten sie bereits, als der Wassergehalt 47,7 % war. Daß verschiedene Pflanzenarten verschieden leicht welken, ist bekannt; über den Welkungskoeffizienten und seine indirekte Bestimmung haben neuerdings Briggs und Shantz[3]) umfangreiche Untersuchungen veröffentlicht.

---

[1]) Feilberg 1891.
[2]) Sachs 1865, S. 173.
[3]) Briggs und Shantz 1912.

Ein Boden, aus dem eine Art nicht mehr fähig ist, Wasser herauszusaugen, kann als für diese Art „physiologisch trocken“ [1]) bezeichnet werden, gleichgültig, welche Wassermenge tatsächlich noch im Boden ist. Die physiologische Trockenheit allein spielt bei der Verteilung der Arten eine Rolle [2]).

Solche die Wasseraufnahme der Wurzeln herabsetzenden und damit die „physiologische Trockenheit“ befördernden Böden sind in erster Linie die „**sauren**“, während im allgemeinen die alkalischen Böden die Wurzeltätigkeit befördern (milder Waldboden usw.). Auch „**kalte**“ Böden setzen die Aufnahmefähigkeit der Wurzeln stark herab.

Ein Boden mit beträchtlicher Feuchtigkeit kann unter Umständen die Wirkungen eines feuchten Klimas ersetzen. Auch in tropischen Savannen und Wüsten sind die Ufer der Ströme vom Wald umsäumt (Schweinfurths Galerienwälder). In Steppen und Wüsten wachsen Bäume da, wo sich fließendes Wasser findet oder wo das Grundwasser sich der Oberfläche nähert (Oasen). Viele ausdauernde Kräuter, die in Europa trockene sandige Böden bevorzugen, wachsen in dem heißen trockenen Niederungslande von Madeira nur auf feuchtem Boden in der Nachbarschaft von Quellen und Wasserläufen [3]). Hervorgehoben muß aber werden, daß lange nicht in allen Fällen feuchter Boden feuchtes Klima ersetzen kann, so können z. B. manche *Erica*-Arten mäßig trockenen Boden ertragen, aber nie trockene Luft; auf der anderen Seite findet man *Tamarix Gallica* sowohl in der Sahara als in Mitteleuropa an den feuchten Niederungsrändern usw. — In Gegenden oder Pflanzenvereinen mit starker Schwankung des Feuchtigkeitsgehaltes in den verschiedenen Jahreszeiten richtet sich der Pflanzenverein nach der trockensten Zeit.

Eine tote Decke wirkt auch auf die Verdunstung ein (vergl. 16. Kap.).

Die Bedeutung des Bodenwassers für die Pflanzenformen. Außer dem Seite 47—48 über die Bedeutung des Wassers überhaupt Angeführten sei hier noch erwähnt, daß die Bildung von Adventivwurzeln aus niederliegenden Sprossen offenbar durch Feuchtigkeit begünstigt wird: man trifft nirgends eine so reiche und häufige Adventivwurzelbildung wie an feuchten Stellen [4]). Dieses wirkt auch auf die Lebensdauer der Individuen ein; einjährige Arten werden an solchen Orten seltener [5]).

---

[1]) Schimper 1898; vergl. auch Kihlman 1890 Hedgcock 1902; Clements 1904; Burgerstein 1904.

[2]) Vergl. Kapitel 24, 28

[3]) M. Vahl 1904 b.

[4]) Warming 1884, 1892.

[5]) Hildebrand 1882.

Ferner verzweigen sich die Wurzeln in feuchtem Boden mehr als in trockenem. Auch auf die Wurzelhaarbildung hat das Wasser Einfluß [1]).

Was die Formen der Wurzeln betrifft, so haben bekanntlich viele „Wasserwurzeln“ eigentümliche Formen [2]), aber die wirkenden Ursachen kennt man nicht näher. Besonders charakteristisch sind die dicken, oft am Ende handförmig verzweigten Wasserwurzeln unserer Kiefer, wie sie in leichten Sandböden senkrecht in die Tiefe gehen. — Über Formen der Wurzeln in Wüsten vergl. Cannon [3]).

10. Kap. **Die Wärme des Bodens**

Die Wärme des Bodens ist ein geographischer Faktor von großer Bedeutung. Außer dem Kap. 3 über die Bedeutung der Wärme im ganzen Angeführten sei hier erwähnt, daß die Wurzeltätigkeit von der Bodenwärme abhängt und mit steigender Wärme bis zu einem gewissen Optimum größer wird. Eine Pflanze kann in einem mit Wasser gesättigten Boden welken, wenn dessen Wärme unter einen gewissen Grad sinkt, weil die Wurzeln kein Wasser aufnehmen können (physiologisch trocken), und Pflanzen können wegen zu niedriger Bodenwärme erfrieren, selbst wenn sie weit niedrigere Luftwärme aushalten können; Rotbuche, Eiche und Esche können —25° Luftwärme ertragen, aber die feineren Wurzeln erfrieren bei —13 bis —16° (Mohl). Manche Stelle in den Hochgebirgen und den Polarländern würde sicher pflanzenlos sein, wenn die Bodenwärme nicht vorhanden wäre; denn diese kann stellenweise die Luftwärme bedeutend übersteigen. Messungen der Wärme der Bodenoberfläche in den genannten Gegenden haben Saussure, die Brüder Schlaginweit, John Ball u. a. angestellt.

Über Temperaturanomalien im Sandboden berichtet Süring [4]); er kommt nach seinen Untersuchungen zu folgenden kurz zusammengefaßten Resultaten: Bis zu 1 m Tiefe gleichen sich auch stärkere Temperaturstörungen, wie z. B. die des Sommers 1911, in kurzer Zeit wieder aus. Für den Betrag der aufgenommenen Wärme ist die Bilanz zwischen Ein- und Ausstrahlung maßgebend; weiter unterhalb richtet sich die aufgespeicherte und abgegebene Wärmemenge in erster Linie nach der Dauer der Temperaturstörung in der Luft. — Eine schnellere Temperaturfortpflanzung infolge von Bodenfeuchtigkeit läßt sich im Sommer nur für die obersten 10 cm nachweisen. Direkte Bestimmungen des Wassergehaltes des Bodens ergeben ein Maximum in der Schicht von 5—15 cm

[1]) Fr. Schwarz 1883; Gain 1893, 1895.

[2]) Sachs 1865; Warming 1897 a.

[3]) Cannon 1911. — Weitere Aufschlüsse über Einfluß der Bodenfeuchtigkeit vergl. Gain 1893, 1895.

[4]) Süring 1912.

Tiefe. — Die Wärmekapazität des Sandbodens bei Potsdam betrug für die Schicht von 5—35 cm im Winter 0,43 g Kalorien und liegt in den anderen Jahreszeiten um 0,01—0,02 unter dem Jahresmittel von 0,4. — Für klimatologische Betrachtungen spielen daher die Schwankungen der Wärmekapazität eine geringere Rolle als der Wechsel zwischen Ein- und Ausstrahlung und als die Struktur des Sandbodens. Bis zu mindestens 20 cm Tiefe ist Temperaturfortpflanzung durch Konvektion zu berücksichtigen; sie bewirkt u. a., daß sich bei warmem, trockenem Wetter die Eintrittszeiten der Temperaturextreme in 20 cm Tiefe verfrühen.

Über die Beziehungen zwischen dem täglichen Gang der Temperatur an der Bodenoberfläche und den untersten Luftschichten hat neuerdings Kretzer[1]) umfangreiche Untersuchungen angestellt und die Werte aus verschiedenen Erdteilen miteinander verglichen. Die Hauptresultate sind etwa folgende: Der tägliche Gang der Temperatur der untersten Luftschichten wird in erster Linie von dem täglichen Gang der Temperatur an der Erdoberfläche bestimmt. Dieser Einfluß ruft eine Verzögerung des Eintritts der Maximaltemperatur in der Luft gegen den Eintritt des Höchstwertes der Temperatur an der Erdoberfläche hervor. Der Boden erwärmt sich stärker als die Luft, die von ihm erst ihre Wärme empfängt. Infolge von intensiver Ausstrahlung nach Sonnenuntergang erkaltet der Boden nachts und besonders im Winter stärker als die Luft. Diese Verhältnisse sind als für Landstationen normal anzusehen. — Seestationen haben in Meeresströmungen und Winden bestimmende Faktoren für die tägliche Temperaturschwankung in der Luft und an der Erdoberfläche. Zu allen Jahreszeiten lassen sich bei diesen Stationen Einflüsse des nahen Meeres nachweisen, welche die Wirkung der täglichen Periode der Temperatur an der Erdoberfläche auf die Lufttemperatur zu verdecken vermögen.

Welch ungeheuren Einfluß die Erwärmung der oberen Bodenschichten und namentlich die geringere Abkühlung des Nachts besonders in den Übergangsjahreszeiten hat, zeigen die Versuche mit „Bodenheizung“ [2]). — Über die Einflüsse der Bodenwärme auf die Zuckerrübenkultur berichtete Kassner[3]).

Die Temperatur des Bodens kann in Wüsten außerordentlich hoch steigen. Bonnet beobachtete im Wüstensande zwischen niedrigen Pflanzen + 59°, während die Lufttemperatur 33° war, Pechuel-Lösche in Loango 75—82° (vergl. darüber auch S. 33). Neuerdings sind über diese Dinge zahlreiche Abhandlungen erschienen. — Marloth fand den Steinboden in der Karroo zeitweise so heiß, daß man ihn kaum berühren konnte: ein auf den Boden gelegtes Thermometer stieg schnell auf 60°.

[1]) Kretzer 1912.
[2]) Mehner, H. 1906 a. a. O.
[3]) Kassner 1896.

Seine Tabelle zeigt die großen Unterschiede zwischen der Bodenoberflächen- und Lufttemperatur, z. B. im November.

Marloth zitiert die Untersuchungen von Sutton und gibt folgende lehrreiche Tabelle.

Maximaltemperaturen der Luft und des Bodens in Kimberley 1901

(Die Thermometerkugel war 25 mm tief in den Boden versenkt)

	Luft		Boden	
	Mittleres Maximum	Absolutes Maximum	Mittleres Maximum	Absolutes Maximum
Januar	34,0	37,5	48,9	58,7
Februar . . .	32,8	39,7	43,5	51,2
März	28,6	34,4	35,6	43,9
April	26,4	30,0	33,2	36,2
Mai	21,9	26,4	28,6	32,3
Juni	19,5	22,2	25,6	28,3
Juli	19,6	25,6	26,3	28,7
August	24,7	30,9	34,2	40,8
September . . .	24,5	33,3	33,2	40,0
Oktober . . .	28,3	34,4	38,5	49,3
November . . .	33,0	40,0	49,4	57,4
Dezember . . .	35,1	38,9	46,0	52,6
Jahr	27,4	40,0	36,9	58,7

Die Bodenwärme ist sicher der Grund für verschiedene pflanzengeographische Merkwürdigkeiten. Der Unterschied in der Bodenwärme soll die Höhenzonen in den Alpen umkehren können und z. B. Gestrüppe von *Pinus montana*, *Picea excelsa* und *Larix decidua* unterhalb stattlichen Hochwaldes hervorbringen (Krasan), was aber von anderer Seite stark bestritten wird.

Die gestaltende Rolle der Bodenwärme ist nur wenig bekannt. Jedoch hat z. B. Vesque[1]) durch Versuche nachgewiesen, daß hohe Bodenwärme Saftreichtum hervorruft (kurze und dicke Wurzeln, Stengel und Blätter), vielleicht weil die Wurzeltätigkeit durch die Wärme leidet. Auch Prillieux kam zu dem Ergebnis, daß hohe Bodenwärme direkt Knollen hervorbringt. Dadurch wird es leichter verständlich, weshalb Succulenten oft auf Fels wachsen, zwischen Gestein oder auf Boden, der leicht erwärmt wird.

Zwergwuchs wird die Folge niedriger Bodenwärme sein können, wenn hierdurch die Menge des aufgenommenen Wassers und damit die

[1]) Vesque 1878.

der aufgenommenen mineralischen Nahrung vermindert wird; dieser Faktor wirkt wahrscheinlich bei dem in der subglacialen Vegetation allgemeinen Zwergwuchse mit. Schon S. 44 wurde erwähnt, daß heterothermischer (kalter) Boden niederliegende Sprosse und Rosettenbildung hervorruft, während homothermischer (warmer) schlanke und hohe Pflanzen hervorbringt, was Krasan für *Pinus*, *Juniperus*, *Asperula longiflora* u. a. nachgewiesen hat. Der heterothermische Boden soll blaubereifte Sproßteile, Verkürzung der Entwicklungszeit u. a. und dadurch Spaltung von Arten in mehrere neue hervorrufen.

Die Hauptquellen der Bodenwärme sind wesentlich folgende: 1. Die Sonnenwärme; nach Krasan soll 2. die eigene Wärme der Erde eine nicht unwichtige (??) Rolle spielen, wenn der Boden ein guter Wärmeleiter ist. Endlich können auch 3. die Absorption von Wasserdämpfen in den Poren des Bodens und 4. chemische Prozesse im Boden (besonders Fäulnis) einwirken; diese Prozesse erhalten namentlich in kalten Ländern Bedeutung.

Für die Erwärmung des Bodens und dadurch für das Pflanzenleben sind selbstverständlich auch solche Faktoren wichtig, die die Abkühlung fördern oder hindern (Ausstrahlung, Verdunstung, Wärmeleitung usw.), sowie andere Faktoren, die kurz behandelt werden sollen. Davon beziehen sich die unter 1—3 besprochenen auf die Sonnenwärme, die anderen namentlich auf den Boden selbst.

1. Die Zugänglichkeit der Sonnenwärme. Namentlich in den Polarländern spielt das direkte Sonnenlicht eine hervorragende Rolle, was die Verteilung der Vereine in der Landschaft deutlich zeigt. Die Erwärmung des Bodens spielt hierbei eine größere Rolle als die Luftwärme[1]).

2. Der Einfallswinkel der Sonnenstrahlen. Je senkrechter sie einfallen, desto stärker ist die Erwärmung (proportional dem Kosinus des Einfallswinkels). Die geographische Breite, der Neigungswinkel und die Neigungsrichtung (Exposition) des Geländes greifen hierbei ein. In unseren Breiten sind SW-, S-, SO-Abhänge am wärmsten, NO-, N-, NW-Abhänge am kältesten.

Die unter 1 und 2 angeführten Verhältnisse rufen in der Verteilung der Vereine große Unterschiede und zwar unter allen Breitengraden hervor. Man beobachtet z. B. nicht nur in Grönland, daß die südlichen Seiten einer Bergkette mit einer offenen Xerophytenvegetation wie verbrannt dastehen können, während die nördlichen Seiten gleichzeitig von dichten, frischgrünen Moosteppichen bedeckt sind, in die sich einzelne Blütenpflanzen eingestreut finden und die im Sommer von dem langsam

[1]) Vergl. Kapitel 3.

schmelzenden Schnee befeuchtet werden[1]; auch in den Mittelmeerländern sieht man z. B. die xerophile mediterrane Vegetation mit ihren eigentümlichen Formen und ihrer frühen Blütezeit auf den südlichen Seiten der Berge herrschen und auf diesen hoch hinaufsteigen, während die mitteleuropäische Vegetation mit ihrer langsameren Entwicklung den nördlichen und kühleren Seiten ihr Gepräge gibt[2]. Selbst in der Nähe des Äquators, z. B. in Venezuela (unter 10 Grad n. Br.), beobachtet man zwischen südlichen und nördlichen Abhängen die ausgesprochensten Unterschiede; man trifft bei Caracas im nördlichen Venezuela ostwestlich gerichtete, niedrige Erosionstäler oder Falten im Gelände, die auf den südlichen Abhängen so pflanzenarm sind, daß fast nur der rote Ton der Flur die Farbe gibt, während eine dichtere und höhere Vegetation die nördlichen Abhänge bedeckt.

In niedrigeren Breiten (Südeuropa und Tropen) muß daran erinnert werden, daß Nordwinde mehr Feuchtigkeit den Nord- als den Südabhängen bringen. Dieser Umstand ist vielleicht von größerer Wichtigkeit als ihre Exposition gegenüber dem Einfall der Sonnenstrahlen, weil, wenn die Sonne über einem steilen Südabhang steht, dieser weniger der Insolation ausgesetzt ist, als ein weniger steiler nördlicher. Je tiefer die Sonne steht, desto mehr ist die Intensität der Insolation von der Neigungsrichtung abhängig.

Es sei noch angeführt, daß die Schneegrenze auf der Süd- und der Nordseite eines Gebirges sehr ungleich hoch liegen kann, daß die Höhengrenzen vieler Pflanzen von der Exposition abhängen, z. B. die der Rotbuche in den Alpen; die Höhengrenze der Rotbuche ist in Südbayern nach Sendtner gegen SO am höchsten, gegen NO am niedrigsten. Die Arten steigen auf der nördlichen Halbkugel auf der Südseite der Gebirge gewöhnlich weit höher hinauf, als auf der Nordseite (z. B. in den Pyrenäen nach Bonnier). — Obiges wird hinreichen, um zu zeigen, wie die Wärme, in diesem Falle zunächst die Bodenwärme (aber Luftwärme und Bestrahlung können davon nicht getrennt gehalten werden), von den genannten Verhältnissen abhängt.

3. Die Dauer der Bestrahlung. In dieser Dauer sind die Tropen und die Polarländer sehr verschieden, jedenfalls in der Verteilung des Lichtes nach den Jahreszeiten.

4. Die chemische Beschaffenheit des Bodens. Die Wärmekapazität des Bodens ist nach seiner chemischen Natur verschieden. Am leichtesten wird Quarzsand, am schwierigsten Torfboden erwärmt; zwischen beiden stehen Kalksand, Tonboden usw. Die Wärmekapazität des Quarzsandes beträgt nur 0,2, die des Torfes etwa 0,5 (Wasser = 1).

---

[1] Warming 1887.
[2] Flahault 1893.

Die Humusmenge im Boden ist daher für seine Wärmekapazität von besonderer Wichtigkeit.

5. Die Farbe des Bodens. Dunkler Boden wird leichter und stärker erwärmt als heller, natürlich unter gleichen übrigen Umständen. Humboldt fand, daß schwarzer Basaltsand auf der Insel Graziosa eine Temperatur von 51,2 ° C., weißer Quarzsand jedoch unter gleichen Umständen nur 40 ° erreichte. Bei der Ausstrahlung verhält es sich umgekehrt: dunkler Boden kühlt sich nachts schneller ab als heller Boden, wird aber nicht kühler als dieser.

6. Die Porosität des Bodens. Ein stark poröser, kiesiger Boden (heterothermischer Boden, nach Krasan) wird die Sonnenwärme rasch absorbieren und auf seiner Oberfläche stark erwärmt werden, aber die Wärme geht durch Ausstrahlung ebenso leicht wieder verloren. Luftreicher Boden leitet die Wärme schlecht, desto schlechter, je luftreicher er ist, weil die Luft ein schlechter Wärmeleiter ist; fester Boden leitet gut. In Felsenboden ist die Wärmeleitungsfähigkeit größer und gleichmäßiger (homothermischer Boden, Krasan), und hat nach der Art des Gesteines eine verschiedene Geschwindigkeit. Der Karstkalk z. B. ist wegen seiner gleichförmigen Dichtigkeit und seiner Trockenheit ein vorzüglicher Wärmeleiter. Ferner sind Granit, Basalt und andere kristallinische Gesteine gute Leiter. In heterothermischem Boden gibt es viel größere Extreme in den Wärmegraden; die Sommerwärme dringt zu geringer Tiefe hinab und geht im Winter schneller verloren.

7. Der Wasserreichtum des Bodens spielt bei der Bodenwärme wohl von allen Faktoren die größte Rolle, indem bei der Erwärmung und der Verdunstung des Wassers Wärme verbraucht wird (vergl. auch Clements). Das Wasser hat eine weit größere Wärmekapazität als die Bodenarten. Je wasserreicher, desto kälter ist der Boden; trockener Boden wird leichter erwärmt als nasser; aber wasserreicher Boden hält andererseits die Wärme länger fest als trockener Boden, weshalb er im Herbste wärmer ist als trockener Boden. Sandböden sind „warm“, weil sie schnell das Wasser verlieren und erwärmt werden; Tonböden sind „kalt“. Wasserreicher Boden leitet auch die Wärme nach dem Untergrunde besser als trockener. Felsboden ist der wärmste von allen, weil eben keine Wärme durch Verdunstung gebunden wird. Die Wärme dringt schnell und tief in den Felsen ein, weil dieser ein guter Wärmeleiter ist. In den tieferen Schichten sind die Temperaturextreme groß, während auf losem Boden nur die oberen Lagen erwärmt werden[1]). Alle diese Verhältnisse haben z. B. für die Entwicklung der Vegetation im Frühjahre große Bedeutung.

Der gefrorene Boden, den man in den Polarländern mehr oder weniger tief unter der Oberfläche trifft, spielt natürlich für die Vege-

---

[1]) Vergl. Homén 1897.

tation eine große Rolle, teils dadurch, daß sich die Wurzeln von ihm wie von Felsboden wegbiegen (und vielleicht auch wegen der Thermotropie der Wurzeln), teils dadurch, daß die Kälte die Wurzeltätigkeit herabsetzt.

8. Die Beschaffenheit der Vegetation, namentlich ihre Dichtigkeit, wirkt auf die Bodenwärme ein, indem sie den Boden mehr oder weniger der unmittelbaren Erwärmung entzieht und mehr oder weniger auf die Verdunstung aus dem Boden und seine Ausstrahlung einwirkt[1]).

9. Die eigene Wärme der Erde. Besonders erwähnt mag auch Krasans Ansicht werden. Er geht davon aus, daß zum wesentlichsten Teile die eigene Wärme der Erde, nicht die Sonnenwärme, auf die Vegetation einwirke, und meint, daß organische Wesen wie die gegenwärtig lebenden ohne die Erdwärme nicht bestehen könnten. Diese wirkt indessen nicht überall gleichmäßig; ihre Wirkungen hängen von den physikalischen Verhältnissen des Bodens, namentlich von der Wärmeleitung und der Wärmestrahlung, ab. Es besteht hierin ein großer Unterschied z. B. zwischen Kalkfels und losem Sandboden; jener leitet die Wärme gut und strahlt viel aus, dieser verhält sich umgekehrt. Auch das Relief der Oberfläche ist von Bedeutung; spitze und zerklüftete Gebirgsmassen strahlen mehr Wärme aus, als ein flaches Gelände oder als zusammenhängende, kompakte Gebirgsmassen, und die Höhengrenzen der Arten können hiervon wesentlich beeinflußt werden. Das Auftreten der „Bergheide“ in den südöstlichen Kalkalpen meint Krasan sogar ganz durch die Verhältnisse der Bodenwärme erklären zu können; sie ist an Dolomitgrus und Sand gebunden. Auch die Mächtigkeit der oberen Bodenschichten spiele natürlich eine Rolle. Die Mehrzahl der neueren Schriftsteller steht diesen Anschauungen zum Teil mehr als skeptisch gegenüber. Nach Tabert kann die Bodentemperatur durch die innere Wärme etwa nur um 0,1° C. erhöht werden, eine sicher unwirksame Menge.

Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß man bei Zwickau wegen der Wärme langsam brennender Steinkohle subtropische Pflanzen im Freien hat ziehen können.

10. Die Abkühlung des Bodens durch Wind ist in vielen Fällen imstande, eine wichtige Rolle bei der Ausbildung der Vegetation zu spielen. So z. B. leiden wie bekannt die Pflanzenvereine an der Nordseeküste sehr stark unter den Nordwestwinden (vergl. Kap. 5); die Tätigkeit der Wurzeln wird dabei sicher durch die Abkühlung des Bodens durch die Winde herabgedrückt.

Über das Verhältnis zwischen der Wärme des Bodens und der Luft ist bereits die tägliche Einwirkung S. 42, 90 besprochen worden. Für die Zeit der Schneebedeckung kehrt sich das dort genannte Ver-

[1]) Vergl. auch die Kapitel 9 und 16.

hältnis um, die Oberfläche ist meist kühler als die Luft. Der Boden unter der Schneedecke behält bei sehr starken Schneefällen oft beinahe die Temperatur, welche während des Schneefalls herrschte. In Gebirgen ist die Maximaltemperatur des Bodens nahezu so hoch wie die in den Ebenen am Fuße dieser Gebirge, während die Minima nicht entsprechend niedriger sind, so daß also die Abweichung der Bodentemperatur über die Temperatur der Luft mit der Höhe steigt.

Die Wärmeschwankungen sind in den oberen Bodenschichten größer als in den tieferen; sie hören zuletzt in einer gewissen Tiefe ganz auf, wo eine konstante Temperatur herrscht, die Mitteltemperatur des Landes (in Dänemark 7,4° C. etwa in 25 m Tiefe).

Aus alledem folgt, daß die Bodentemperatur größeren Schwankungen unterworfen ist, als die der Luft. In den wärmeren Bodenarten sind die Schwankungen stärker, aber die Pflanzen passen ihre Lebensvorgänge schnell der wechselnden Wärme an. Eine schwankende Temperatur, die sich oft dem Optimum nähert, ist den Pflanzen zuträglicher, als eine tief unter dem Optimum bleibende tiefere.

11. Kap. **Die Mächtigkeit des Bodens. Die oberen Bodenschichten und der Untergrund**

Die Mächtigkeit des Bodens, d. h. die Dicke der losen Bodenschichten über dem festen Fels spielt selbstverständlich für die Pflanzen eine große Rolle, besonders für die Bäume. Große Vegetationsunterschiede zeigen flachgründiger Boden, wo der Fels in sehr geringer Tiefe liegt, und tiefgründiger, wo dieses nicht der Fall ist: die Tiefe wirkt nämlich auf die Erwärmung, die Wasserführung, die Nahrungsmenge, das Wachstum der Wurzeln usw. Auf flachgründigem Boden erträgt die Vegetation mehr die Trockenheit und ist von klimatischen Änderungen abhängiger, als auf tiefgründigem; der flachgründige Boden bringt keine so kräftige Vegetation hervor wie ein ähnlicher tiefgründiger, und diese leidet in trockenen Zeiten leichter. Die Vegetation bietet große Verschiedenheiten, je nachdem ein Felsboden fast nackt oder von einer mehr oder weniger dicken Schicht von Verwitterungserde bedeckt ist, und ob diese durchlässig ist oder nicht. Ein Übergang eines Pflanzenvereins in den andern kann allein durch die Bodentiefe verursacht werden; Rikli[1]) z. B. schreibt über Corsica: Wenn der Boden, arm an Humus und nur flach, noch dazu trocken wird, so machen die Macchien und Garigues den typischen Felsenheiden Platz. Die Alvarvegetation auf den schwedischen Ostseeinseln Öland und Gotland ist besonders durch die Flachgründigkeit des Bodens hervorgerufen (Fig. 43).

[1]) Rikli 1903



Fig. 43. Flachgründiger Boden. Alvar bei Resmo auf der Insel Öland. Die Spalten des Kalkbodens treten dadurch hervor, daß sie stärker bewachsen sind als die spaltenfreien Flächen. Einige Moränenblöcke liegen auf der weiten Ebene. (Phot. Eug. Warming, Juni 1907.)

Im Boden unterscheidet man ferner die oberen Bodenschichten von dem Untergrunde. Zu jenen muß der vollständig verwitterte oberste Teil des Bodens gerechnet werden, der in der Regel mehr oder weniger mit Humus vermischt und von Pflanzen und Tieren bearbeitet worden ist, von Licht, Wärme und Luft mehr beeinflußt wird und an Nahrung, unter anderem wegen des Absorptionsvermögens des Bodens, reicher ist. Unter Absorptionsvermögen versteht man die Eigenschaft des Bodens, daß er, namentlich die Feinerde, teils durch chemische Anziehung, teils durch Oberflächenanziehung (physikalische A.) gewisse, in Wasser lösliche Pflanzennahrungsstoffe, die durch ihn filtriert werden, festzuhalten vermag, so daß sie nicht oder äußerst langsam ausgewaschen werden können; diese Pflanzennahrungsstoffe sind gerade die seltensten und wichtigsten: Phosphorsäure, Kali und Ammoniak, während Salpetersäure, meist auch Kalk und Eisen von Regenwasser leicht ausgewaschen werden. Der Boden hat ein bemerkenswertes Vermögen, die Beschaffenheit des Bodenwassers zu regulieren. Gewöhnlich wird dieses eine sehr schwache Lösung sein, deren Konzentrationsgrad nach den Umständen schwankt. Die verschiedenen Bodenarten haben verschiedenes Absorptionsvermögen. Auch aus der Luft können gewisse Böden, z. B. Tonboden, Nahrungsstoffe aufnehmen, indem sie Ammoniak absorbieren.

Das Verhältnis zwischen den oberen Bodenschichten und dem Untergrunde ist sehr wichtig; sowohl die Mächtigkeit, als der Wassergehalt und andere Eigenschaften der oberen Bodenschichten spielen eine Rolle; im großen und ganzen scheint es, daß das Verhältnis für das Pflanzenleben desto günstiger ist, je entgegengesetzter die Eigenschaften des Untergrundes nach Wasseraufsaugung und Wassergehalt gegenüber denen der oberen Bodenschichten sind. Dehérain stellt folgende Reihe auf:

Leichter Boden mit durchlässigem Untergrunde ist ganz vom Klima abhängig. Ist dieses trocken, so kann er äußerst unfruchtbar sein; an mehreren Stellen Frankreichs wachsen auf solchem Boden Nadelwälder, die ja nur eine geringe Transpiration haben. Sind die Niederschläge reichlich, oder wird der Boden bewässert, so kann er eine stattliche Vegetation tragen, (wenn der Boden aber noch dazu nährstoffarm ist, vorzüglich nur Heide).

Leichter Boden mit undurchlässigem Untergrunde. In einem mittelfeuchten Klima haben solche Böden sehr verschiedenen Wert, je nachdem sie geneigt sind, so daß das Wasser abfließt, oder wagerecht sind; jene Böden tragen oft eine vorzügliche Vegetation, die letzteren können auch sehr sumpfig und zum Ackerbau untauglich sein.

Schwerer Boden mit durchlässigem Untergrunde ist in der Regel fruchtbar, da das überflüssige Wasser in den Untergrund einsickert.

Schwerer Boden mit undurchlässigem Untergrunde trägt Sumpfvegetation und muß entwässert werden, wenn er bebaut werden soll.

Da die Beschaffenheit des Untergrundes oft überaus rasch wechselt, sieht man den Charakter der Vegetation oft auf sehr kurzen Strecken sich gänzlich ändern. Die Neigung des Bodens kann die Bedeutung des Untergrundes wesentlich verändern, wie sie überhaupt für die Güte des Bodens von großer Wichtigkeit ist.

12. Kap. **Die Nahrung im Boden**

(chemisches Verhalten)

Die Pflanze bezieht ihre Nahrungsstoffe teils aus der Luft, teils aus dem Nährboden. Es ist also klar, daß dessen Verschiedenheiten eine hervorragende ökonomische Rolle spielen müssen.

Der Boden bereitet erstens in Verbindung mit der besonderen Tätigkeit der Wurzeln, die bei verschiedenen Arten als verschieden angenommen werden muß, die Nahrung zu, die dreierlei Bestandteile enthält: 1. feste, mineralische Teile, 2. in Wasser aufgelöste Salze, 3. Humusstoffe, d. h. organische Stoffe, die aus Abfällen und zersetzten Teilen von Pflanzen und Tieren stammen. Zweitens sammelt der Boden durch Absorption in den oberen Bodenschichten Nahrung an[1]).

Notwendig nennt man solche Nahrungsstoffe, die die Pflanzen zu ihrer normalen Entwicklung durchaus brauchen. Bei den bisher untersuchten höheren Pflanzen sind es im ganzen nur zehn Elemente: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Eisen, Kalium, Calcium und Magnesium. Fehlt einer dieser Stoffe im Boden in passenden chemischen Verbindungen, so treten pathologische Zustände ein oder die Pflanze wächst überhaupt nicht. Außerdem nehmen alle Pflanzen verschiedene andere Stoffe auf, deren Nutzen im ganzen zweifelhaft ist, die aber nicht als bedeutungslos angesehen werden dürfen; diese können z. B., wenn sie vorhanden sind, bewirken, daß gewisse notwendige Stoffe in geringerer Menge gebraucht werden, als dann, wenn sie fehlen (Wolff u. a.).

Die Menge der Nahrungsstoffe ist auch wesentlich. Ist ein Stoff unter einem gewissen Minimum vorhanden, so gedeiht die Pflanze nicht; aber die Arten sind sehr verschieden anspruchsvoll; verschiedene Arten nehmen verschiedene Mengen auf (einer der Gründe, weshalb der Landmann Wechselwirtschaft betreibt). Der Praktiker unterscheidet zwischen magerem und kräftigem Boden.

---

[1]) Vergl. auch Kapitel 11, S. 98.

Der Gehalt an löslichen Salzen hängt ab:

1. Von den in löslichem Zustande vorhandenen Mineralien.
2. Von der Absorptionsfähigkeit des Bodens (s. S. 98).
3. Vom Klima.

Wo nur wenig Regen fällt, können die löslichen Salze nicht ausgewaschen werden und können daher bei zunehmender Verwitterung angereichert werden, so daß sie sogar, besonders auf Lehmboden, auskristallisieren können[1]).

Ein ungenügender Vorrat an löslichen Salzen ist für den Pflanzenwuchs ungünstig, eine zu große Anreicherung ist aber für die meisten Arten mindestens ebenso schädlich. Eine gleiche Wirkung entsteht durch zu viel Humussäuren. Solche Bodenarten gehören zu denen, die Schimper[2]) z. T. als „physiologisch trocken“ (s. S. 88), Graebner[3]) als „physiologisch arm“ bezeichnet hat. Pflanzen auf physiologisch trockenem Boden sind oft identisch mit solchen auf wirklich trockenen (physikalisch trockenen) Böden, oder sind durch dieselben Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung geschützt. Auf den Heiden wachsen dieselben Pflanzenarten auf den (chemisch) armen Böden, wie auf den Rohhumuslagen, selbst auf guten (chemisch reichen) Böden, so *Calluna*, *Juniperus*, *Erica* u. v. a.

Bedeutung für die Pflanzenformen haben sowohl die Menge als die Art der Nahrungsstoffe. Nahrungsmangel (d. h. unzureichende Menge eines oder mehrerer Stoffe) kann einer der Gründe für Zwergwuchs und Hungerformen sein; dieses ist durch viele physiologische Versuche und draußen in der Natur, z. B. Zwergsträucher auf Heiden und anderen mageren Böden, nachgewiesen worden. Die Menge eines einzelnen Stoffes kann hier den Ausschlag geben. Es gilt als allgemeines Gesetz, daß die Größe des Ertrages, insoweit er von den Nahrungsstoffen abhängt, von dem Nahrungsstoffe bestimmt wird, der der betreffenden Pflanzenart in verhältnismäßig geringster Menge zur Verfügung steht (Liebigs Gesetz des Minimums).

Wenn ein Nahrungsstoff in so geringer Menge vorhanden ist, daß der Ertrag aus diesem Grunde verringert wird, so wird der betreffende Stoff (nach der Atterbergschen Regel) auch in der Pflanze in verhältnismäßig geringerer Menge vorhanden sein als die Nahrungsstoffe, woran kein Mangel ist; und es liegt dann nahe, anzunehmen, daß auch andere, morphologische Unterschiede hieraus hervorgehen können.

Die Pflanze richtet ihre Wurzelform nach den Eigentümlichkeiten des Bodens ein. Nach Versuchen von Sachs[4]) werden die

[1]) Hilgard 1892.
[2]) Schimper 1898.
[3]) Graebner 1904 usw.
[4]) Sachs 1859, S. 177.

Wurzeln desto kürzer, je konzentrierter die Nährlösung ist. In magerem Boden werden die Wurzeln meist lang und wenig verzweigt (wofür unsere Sandvegetation, besonders die der Dünen, ausgeprägte Beispiele zeigt; umgekehrt verhält sich die Mehrzahl unserer Heidepflanzen); in kräftiger Erde verzweigen sie sich sehr stark und bilden dichte Massen; treffen sie Bodenschichten mit verschiedener Nahrungsmenge, so ist der Gegensatz zwischen den Wurzelverzweigungen in den verschiedenen Schichten auffällig. „Die Wurzeln suchen die Nahrung, als ob sie Augen hätten“ (Liebig).

Die chemische Beschaffenheit des Nährbodens ruft in gewissen Fällen Formenverschiedenheiten hervor. Dieses gilt namentlich für einen Stoff, das Kochsalz. Es ist bekannt, daß sich alle Salzpflanzen durch ein besonderes Äußeres auszeichnen; sie haben namentlich fleischige Blätter, durchscheinende Gewebe u. a.[1]) Die Wirkungen des kohlensauren Kalkes und anderer Stoffe sind weniger augenfällig, doch wird ihm, wie in Kap. 14 bemerkt, namentlich von englischen und amerikanischen Forschern floristisch großes Gewicht beigelegt. Die mit dem Vorhandensein und Fehlen des kohlensauren Kalkes meist verbundenen großen chemischen und physikalischen Verschiedenheiten lassen einen ganz anderen Florencharakter entstehen. Neben den a. a. O. genannten Forschern gibt Cowles[2]) interessante Bilder von dem Einflusse der darunterliegenden Felsen auf den Charakter der Vegetation.

Unterschiede im Boden haben wahrscheinlich die Scheidung neuer Arten hervorgerufen. Das Galmeiveilchen (*Viola calaminaria*) ist vermutlich eine durch zinkhaltigen Boden aus *V. lutea* entstandene Form. Auf Serpentin, einem Magnesiasilikat, wachsen zwei *Asplenum*-Arten, *A. Serpentini* und *A. adulterinum*, die dem *A. adiantum nigrum* und *A. viride* nahe stehen[3]). Über die Beständigkeit dieser Formen müssen z. T. einwandfreie Kulturen Aufschluß geben, früher in die Litteratur gelangte Angaben sind unsicher, z. T. sogar sicher falsch.

Es besteht nach Kerners Studien in den Alpen ein großer Unterschied zwischen den untereinander parallelen Arten, die die kalklosen Schieferalpen oder die Kalkberge bewohnen; solche parallelen Arten (wohl besser Rassen) sind folgende (die kalkliebenden werden in jedem Paare zuletzt genannt): *Hutchinsia brevicaulis* und *alpina*, *Thlaspi cepaeifolium* und *rotundifolium*, *Anemone sulphurea* und *alpina*, *Juncus trifidus* und *monanthos*, *Primula villosa* und *auricula*, *Ranunculus crenatus* und *alpestris* usw.

---

[1]) Vergl. auch Abschnitt 4, Salzpflanzen.
[2]) Cowles 1901.
[3]) Vergl. Schimper 1898; Pfeffer 1897—1904.

Als Beispiele für die Einwirkung anderer Substrate auf die Form führt Kerner folgende an: *Androsace Hausmanni* wird als Dolomitform von *A. glacialis* aufgefaßt; ebenso *Asplenum Seelosii* und *Woodsia glabella* als solche von *A. septentrionale* und *W. hyperborea*[1]).

Über die Einwirkung bestimmter Magnesium- usw. Verbindungen auf die Pflanzen, ihren Nutzen und Schaden hat neuerdings Mac Cool[2]) umfangreiche Versuche veröffentlicht.

Da solche Arten, die einander auf verschiedenem Boden ersetzen, sicher von einer gemeinsamen Mutterart abstammen, hat es Interesse, zu untersuchen, worin sie voneinander abweichen, weil sich die Wirkungen des Bodens darin vermutlich offenbaren werden.

Bonnier[3]) machte nach Schimper die ersten Versuche, um die Einwirkung des Kalkes auf die äußere Gestalt der Pflanzen sicher zu ergründen. Beobachtungen im Freien sind von mehreren Forschern ausgeführt worden, so von Fliche und Grandeau[4]).

Kerner fand folgendes:

1. Die Kalkpflanzen sind stärker und dichter behaart; oft sind sie weiß- oder graufilzig, während ihre Parallelformen drüsenhaarig sind.
2. Die Kalkpflanzen haben oft blaugrüne Blätter, die anderen grasgrüne Blätter.
3. Die Kalkpflanzen haben Blätter, die mehr und tiefer geteilt sind.
4. Sind die Blätter bei den Kalkpflanzen ganzrandig, so sind sie bei den anderen nicht selten drüsig-sägezähnig.
5. Die Kalkpflanzen haben größere Korollen und
6. meist mattere und hellere Blüten.

Hossaeus[5]) hat auf tropischen Karrenfeldern noch an den Kalkpflanzen starkes Verholzen, reduzierte Blattflächen, Knospen mit Schutzblättern, verdickte Wurzeln usw. beobachtet, an Stellen mit Baumwuchs starke Verästelung mit schirmförmigem Wuchs, Sukkulenz usw.

Wenn auch die Eigentümlichkeiten der Kalkflora klar und deutlich sind, hat man doch früher den Einfluß des Kalkes auf die Vegetation überschätzt. Man hat sich nicht damit begnügt, empirisch die vorzugsweise auf Kalk und die vorzugsweise auf Kieselböden wachsenden Pflanzen festzustellen, sondern man unterschied sogar zwischen kalkliebenden und kalkfeindlichen Pflanzen[6]). Neuerdings ist nun als zweifel-

---

[1]) Blytt bezweifelt, daß die norwegische *Woodsia glabella* die Dolomitform von *W. hyperborea* sei; sie kommt auch auf Schiefer, nicht nur auf Dolomit vor.

[2]) Mac Cool 1913.

[3]) Bonnier 1894.

[4]) Vergl. Schimper 1898.

[5]) Hossaeus 1911.

[6]) Sendtner 1860; Contejean 1881; vergl. auch Magnier 1904; Grafe u. Portheim 1906.

los festgestellt, daß der Kalkgehalt an sich (soweit er nicht etwa physikalisch wirkt) allein nicht die Ursache der Verschiedenheiten der Flora sein kann, denn es lassen sich nicht nur die meisten Kalkpflanzen in kalkarmem Boden kultivieren, sondern die Kieselpflanzen, sogar die meisten der ganz besonders kalkfeindlichen Sphagna wachsen üppig in reinem Kalkwasser (Kreide usw.)[1], wenn das Wasser sonst arm ist an gelösten Salzen.

H. Paul[2]) hat neuerdings die Frage der Kalkfeindlichkeit der Torfmoose experimentell gründlich geprüft, und hat dabei gefunden, daß die Sphagna fast alle selbst gegen geringe Mengen von gelöstem kohlensaurem Kalk sehr empfindlich sind, daß sie in irgendwie konzentrierten Lösungen abstarben. Er fand die Wald- und Flachmoorarten weniger empfindlich. Ist der Kalk dagegen als schwefelsaures Salz vorhanden, so schadet er nicht, Gips war selbst in gesättigter Lösung absolut unschädlich. Die Torfmoose namentlich der Heidemoore reagieren stark sauer und der Verlust der Säure durch den kohlensauren Kalk ist anscheinend die Ursache für das Absterben.

Man hat vielfach übersehen, daß fast alle Kalkböden reich sind an löslichen Mineralstoffen, und dieser Reichtum schließt die Pflanzen nährstoffarmer Böden aus, dazu kommen die wichtigen physikalischen Eigenschaften der Kalkböden gegenüber den Kieselböden. Ist das von den Wurzeln aufzusaugende Wasser nährstoffarm (etwa nur 1—3 Teile Salze auf 100000 Teile Wasser)[3]), so kann der Boden selbstredend nur eine Vegetation mit geringer jährlicher Stoffproduktion tragen (etwa Heide usw.), auch wenn noch so viel Wasser vorhanden ist. Ist er dagegen nährstoffreich, wird er kräftige Pflanzen tragen: Wälder, wenn stets genug Wasser vorhanden ist, Steppen und Wüsten, wenn das nährstoffreiche Wasser den Pflanzen nur kurze Zeit zur Verfügung steht. Der höhere und geringere Nährstoffgehalt des Bodens ist es, der, günstige klimatische und Feuchtigkeitsverhältnisse vorausgesetzt, in allen Gebieten der Erde die Grundverschiedenheit der Pflanzenvereine ausmacht. Die Heiden der ganzen Welt sind alle, ob sie aus Ericaceen oder anderen Familien gebildet werden, an nährstoffarmen Boden gebunden; mit ihnen zusammen haben wir überall Heidemoore (Hochmoore, im Norden Tundren), die sich nur durch größeren Wasserreichtum unterscheiden. Beide, die häufig eine Menge identischer Pflanzen tragen, zu trennen, weil das eine naß, das andere trocken ist, wäre unnatürlich. Ebenso ist der tropische Wald dem unseren analog, nur modifiziert durch das Klima. Die Steppen der ganzen Welt sind wohl fast alle, wie auch die

---

[1]) C. A. Weber 1900; Graebner 1901; Kritik bei Clements 1904; H. Paul 1906.
[2]) Paul 1906 ff.
[3]) Ramann 1895, 1905.

Wüsten, nährstoffreiche Gebiete, denen zu großer Stoffproduktion (Wald) nur das Wasser fehlt; erhalten sie Wasser, bewachsen sie üppig (Koopmann), wenn nicht etwa dadurch, daß sie Jahrhunderte lang als Steppe lagen, eine übermäßige Anreicherung von Salzen (besonders Kochsalz) stattgefunden hat. Will man also, wie dies neuerdings vielfach angestrebt, aber wohl unmöglich erreicht wird, ein einheitliches (dabei auch natürliches) System der Pflanzenvereine aufstellen, würde es nach Graebner das Haupteinteilungsprinzip der Nährstoffgehalt des Bodens resp., was auf dasselbe hinausläuft, die tatsächlich in einem bestimmten Zeitraum (Vegetationsperiode) von den Pflanzen aufnehmbare und verwertbare Nährstoffmenge sein zu müssen; vom praktischen Standpunkte muß man aber den Feuchtigkeitsgehalt in den Vordergrund stellen, schon weil er sich im ganzen leichter konstatieren läßt, als der Nährstoffgehalt. Die sich aus den Ernährungsverhältnissen ergebenden Gruppen von Pflanzenvereinen sind natürliche, die meist über die ganze Erde verbreitet, aus einer Reihe ökologisch, tatsächlich nahe verwandter Vereine gebildet werden, die durch das Klima, die geologische Vorgeschichte und lokal durch die physikalischen Eigenschaften des Substrates modifiziert erscheinen. — Graebner[1]) hat versucht, ein solches System für Norddeutschland aufzustellen, welches in erweiterter Form im 37. Kapitel des dritten Abschnittes aufgeführt ist. Für Warming sind die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und des Bodens sowohl zur Pflanzenform als für ein natürliches System der Vereine in erster Linie maßgebend.

Geographische Bedeutung. Die für alle höheren Pflanzen notwendigen Nahrungsstoffe finden sich, wenn man gewisse Böden ausnimmt, (z. B. Quarzsand besonders der Heiden, Heidehumus und Heidetorf, Heidegewässer) fast in den meisten Böden in so großer Menge, daß hierin kein Hindernis dafür bestehen würde, daß jede Art fast überall auf der Erde wachsen könnte. Es muß daran erinnert werden, daß, selbst wenn ein Stoff im Nährboden in sehr geringer Menge vorhanden ist, manche Pflanzen, für die er notwendig ist, doch große Mengen von ihm aufnehmen können; z. B. sammeln die *Fucus*-Arten sehr viel Jod an, obgleich das Meereswasser nur äußerst wenig davon enthält. Die Pflanze hat ein gewisses quantitatives Wahlvermögen, indem sie die verschiedenen Stoffe in einem anderen Verhältnis aufnimmt als in dem, worin sie im Nährboden vorkommen. Es gibt indessen Stoffe, die bei gewissen Pflanzen wie Gifte wirken und sie von den Standorten ausschließen, wo sie im Boden in größerer Menge auftreten. Dies versteht man leicht, wenn man sich daran erinnert, daß die Pflanzen doch nur bis

[1]) Graebner 1898, 1901, 1902, 1908, 1910.

zu einem gewissen Grade ihre Nahrung wählen können[1]). In je größerer Menge sich ein Stoff im Boden findet, desto mehr nehmen die Pflanzen in der Regel von ihm auf; und jedenfalls können Stoffe, die in geringer Menge nützlich oder sogar notwendig wären, in zu großer Menge aufgenommen werden und Gifte werden. Solche Stoffe sind namentlich Kochsalz und Eisenoxydulsalze. Übrigens herrscht hier eine gewisse Freiheit, indem dieselbe Art die verschiedenen Nahrungsstoffe auf verschiedenem Boden in abweichenden Mengeverhältnissen aufnimmt. Individuen derselben Art enthalten auf Granitboden viel Kieselsäure, auf Kalkboden viel Kalk. Endlich sei bemerkt, daß gewisse Stoffe einander teilweise ersetzen können, z. B. Kalk und Magnesia.

Es hat ferner große Bedeutung für das Zusammenleben der Pflanzen, daß jede Art ihre uns fast unbekannten Haushaltungseigentümlichkeiten hat, indem sie, je nach ihrer chemisch-physiologischen Tätigkeit und den Eigentümlichkeiten ihres Wurzelsystemes, die Stoffe in einem anderen Mengenverhältnis aufnimmt als andere Arten. Für das Zusammenleben der Arten ist es auch wichtig, daß die Stoffe nicht mit derselben Geschwindigkeit und zu derselben Zeit oder auf derselben Entwicklungsstufe der Individuen aufgenommen werden (vergl. Liebscher). Dieses ermöglicht es vielen Arten, auf demselben Boden nebeneinander zusammenzuleben, ohne daß ein Nahrungswettbewerb eintritt. Hierauf beruht auch teilweise die Fruchtwechselwirtschaft.

13. Kap. Die Bodenarten

Nach der verschiedenen Beschaffenheit des Bodens können folgende Hauptarten des Bodens aufgestellt werden: Felsenboden, Sandboden, Kalkboden, Salzboden, Tonboden, Humusboden, die alle natürlich durch allmähliche Übergänge und zahllose Mittelglieder miteinander verbunden sind, so daß eigentlich eine Unzahl von Bodenformen mit mannigfaltigen Eigenschaften vorkommt[2]). Da die genannten Bodenarten äußerst abweichende Eigenschaften haben und daher ökologisch sehr verschiedene Vereine tragen müssen, sollen sie hier kurz gekennzeichnet werden.

1. **Felsenboden.** Hier ist die Natur des Gesteines dafür bestimmend, welche Vegetation sich auf ihm entwickeln und welchen Grad der Üppigkeit und des Artenreichtums sie erreichen kann. Worauf es ankommt, sind die Unterschiede in der Härte, der Porosität, der Erwärmungs- und der Wärmeleitungsfähigkeit, dann aber auch der Grad

---

[1]) Vergl. auch Hansteen 1909—1912; Treitz b.

[2]) Ramann 1905; über die Verbreitung, den Ursprung, die Eigenschaften und Anwendung der Mittelschwedischen Böden vergl. G. Andersson u. H. Hesselman 1910.

der Verwitterungsfähigkeit[1]). Die wichtigsten Gesteinsarten sind: Granit, Gneis, Kalkstein, Dolomit, Sandstein, Tonschiefer, Basalt u. a.[2]).

Physiologisch ganz ähnlich wie Felsboden wirken die Stämme, Äste und Blätter der Gehölze, auf denen Epiphyten wachsen; auch sie leben neben dem atmosphärischen Staube im wesentlichen von den Verwitterungsprodukten der Rinde usw. — Über die Epiphyten vergl. sonst Kapitel 35.

2. **Sandboden.** Sand besteht aus mindestens 80 % lose liegenden Körnern verschiedener Minerale, meistens von Quarz, aber auch von Feldspat, Hornblende, Glimmer, bisweilen auch von Kalk, z. B. im Korallensande, von vulkanischen Produkten usw. Der Nährwert des Sandbodens ist nach der chemischen Beschaffenheit der Körner verschieden; reiner Quarzsand ist unfruchtbar, weil die Quarzkörner nicht verwittern und auch nicht als Nahrung dienen können; Sande mit Kalk, Glimmer, Feldspat u. a. Mineralien haben größeren Nährwert. Humus bildet sich in trockenem und losem Sandboden schwierig, weil die organischen Teile in ihm leicht zersetzt und beim Zutritte der Luft oxydiert werden. Ferner hat Sand, namentlich Quarzsand, die häufigste Art von Sand, geringes Absorptionsvermögen und kann nur sehr wenig Wasserdampf aus der Luft absorbieren.

Nach Ramann[3]) teilt man die Sande, die gegenüber den gröberen Böden, wie Kies und Grus, zu den Feinerden (mit weniger als 2 mm Durchmesser der Körner) gerechnet werden, folgendermaßen ein:

Grobsand	1—2 mm	Korngröße
Mittelsand	0,5—1 „	„
Feinsand	0,25—0,5 „	„

Zum Unterschied von den noch feineren Feinerden (Staub und Schlamm) fällt Sand im Wasser rasch nieder.

Sandboden ist loser Boden, weil die Körner wenig Bindigkeit haben, desto weniger, je größer sie sind. Die Niederschläge sickern in Sand leicht ein, desto leichter, je grobkörniger er ist. Im allgemeinen ist der Wassergehalt des Sandes gering; er hält um so weniger Wasser zurück, je grobkörniger er ist (ca. 3—30 %). Das Vermögen des Sandes, aus dem Untergrunde Wasser aufzusaugen, ist in der Regel sehr gering; das Wasser wird in der Regel höchstens $^1/_3$ m gehoben.

Sand trocknet in der Regel sehr schnell aus und erwärmt sich daher in der Sonne sehr schnell und stark, kühlt sich aber auch nachts sehr schnell und stark ab. Flugsanddünen sind gewöhnlich von einer

---

[1]) Vergl. Treitz (a).

[2]) Vergl. auch Abschnitt 4, die lithophile Vegetation.

[3]) Ramann 1905, S. 216.

trockenen und im Sonnenscheine sich stark erwärmenden Sandschicht von nur geringer Mächtigkeit[1]) bedeckt; aber diese Schicht hemmt die Verdunstung aus dem darunter liegenden Sande, der sich daher feucht und kühl hält: ein für das Verständnis der Dünenvegetation sehr wichtiges Verhältnis. Nach Livingston[2]) scheint in den Wüsten von Arizona eine oberflächlich lagernde, staubförmige Schicht ähnlich zu wirken. — Der Unterschied zwischen der Tag- und der Nachttemperatur kann sehr groß sein (40—45° C.). Sand wird daher nachts leicht und stark betaut, was für seinen Wassergehalt und seine Vegetation sehr wichtig ist. Andererseits leiden Pflanzen auf Sandboden leichter durch Frost. Die Sandflora entwickelt sich früh. — Gewöhnlich auf Sand wachsende Pflanzen werden als Psammophyten oder Psammophile bezeichnet[3]).

3. **Kalkboden.** Kalksand (Sand aus kohlensaurem Kalk) ist minder nahrungsarm als Quarzsand, hat eine etwas größere Wasserkapazität und trocknet weniger leicht aus, ist aber doch trocken und warm. Mergel ist ein inniges Gemisch von kohlensaurem Kalk (ca. 8—45 %, bei Kalkmergel bis ca. 75 %) mit Ton (ca. 8—60 %) und Quarzsand (unterer Diluvialmergel aus der Mark Brandenburg z. B. enthält 12 bis 18 % kohlensauren Kalk, 25—47 % Ton, 38—62 % Sand); seine Eigenschaften hängen von dem Mengenverhältnis der Teile ab und stehen im allgemeinen zwischen denen von Sand und Ton[4]).

4. **Tonboden** bildet fast einen Gegensatz zu Sandboden. Die für das bloße Auge unsichtbaren, abschlämmbaren Teilchen überwiegen die körnigen. Der Ton besteht hauptsächlich (mindestens 65 %) aus Kaolin (wasserhaltiges Tonerdesilikat) und kann mehr oder weniger feinen Quarzsand, kohlensauren Kalk, Eisenoxyd usw. enthalten. Kaolin ist keine Nahrung für Pflanzen; aber durch viele andere Stoffe kann der Inhalt des Tones an Nahrungsstoffen sehr groß werden; diese sind jedoch schwer zugänglich. In günstiger Mischung mit Sand, Kalk und Humus ist Tonboden ein fruchtbarer Boden.

Tonboden hat ein großes Absorptionsvermögen und ist zugleich sehr hygroskopisch (kann 5—6 % Wasserdampf aus der Luft absorbieren).

Tonboden ist ein fester oder schwerer Boden, weil die Teile große Bindigkeit haben; die Durchlüftung ist meist schwierig, was für die Vegetation ungünstig ist und zur Säurebildung und zur Versumpfung führt.

---

[1]) Meist wenige Centimeter bis höchstens ein Decimeter.

[2]) Livingston 1906.

[3]) Von ψάμμος Sand, φυτόν Pflanze resp. φιλέω liebe.

[4]) Vergl. Kraus 1911; Crampton 1912.

Tonboden ist ein nasser und kalter Boden, weil er 1. große Kapazität (bis 90 %) und 2. große Kapillarität besitzt; er saugt aus dem Untergrunde viel Wasser auf und ist für Wasser fast undurchlässig. Übersättigt man ihn mit Wasser, so quillt er, sein Volumen wird größer und die einzelnen Tonteilchen drängen sich auseinander, so daß ein Brei entsteht. Wasserreicher Tonboden ist plastisch. Durch lange Trockenheit wird Tonboden steinhart, zieht sich zusammen und erhält Risse, was auf seine Vegetation einwirkt (vergl. S. 78).

Die ungünstigen Eigenschaften des Tones werden durch Mischen mit Stoffen von entgegengesetzten Eigenschaften, z. B. mit Sand und Kalk, aufgehoben.

Lehm kann dem Ton angereiht werden und ist ein Gemisch von Sand und tonigen Bestandteilen. Er kann aus verschiedenen Felsarten durch Verwitterung hervorgehen. Oft ist er ein Verwitterungsprodukt von Geschiebemergel, dessen kohlensaurer Kalk durch kohlensäurehaltiges Wasser mehr oder weniger vollständig ausgewaschen ist und dessen Eisenoxydulverbindungen in Oxyde und Hydroxyde übergeführt sind; der Boden wird dadurch braun und enthält wesentlich Ton und Quarzsand (Knoblauch).

Laterit ist ein mehr oder weniger mit Eisenhydroxyd gemischtes Tonerdehydrat, welches in tropischen Gebieten durch Verwitterung und Auslaugung durch vielen und kohlensäurehaltigen Regen zustande kommt. Je nach dem Charakter des Ursprungsgesteines unterscheidet man Gneis-, Granit-, Quarzlaterit u. v. a. Während ursprünglich nur gewisse ostindische Verwitterungserden als Laterit (Buchanan 1807) bezeichnet wurden, ist der Begriff jetzt sehr stark erweitert. Lateritlehm und Lateritton spielt besonders in den tropischen Savannen und Campos eine große Rolle[1]).

5. **Humus**[2]) wird von den Resten und Abfällen der Pflanzen und Tiere, oft besonders von tierischen Exkrementen in allen Zersetzungszuständen gebildet, wenn der Sauerstoffzutritt in irgend einer Weise gehemmt wird. Ist genügend Sauerstoff vorhanden, so entsteht kein Humus (lockere Sandböden, viele Böden der Tropen). Humus ist schwarz oder braun und reich an Kohlenstoff, teilweise auch an Stickstoff (Rußlands Tschernosem oder „schwarze Erde“ enthält nach Kostytchew sogar 4—6 % Stickstoff). Bei seiner Bildung spielen teils Mikroorganismen (Bakterien, Moneren u. a.), teils größere Tiere, namentlich Regenwürmer, eine große Rolle; reichliche Pilzvegetation verhindert oder hemmt die

---

[1]) Vergl. Wohltmann 1892; O. Lenz.

[2]) Vergl. C. A. Weber 1903; Früh u. Schröter 1904; über die Humusablagerungen in den Central- und Kalkalpen siehe von Leiningen 1908, 1912.

Humusbildung (Otto). — Der Humus findet sich in allen Mischungsverhältnissen im Boden (Humuserden).

Humusstoffe gehen mit schwer löslichen Pflanzennahrungsstoffen leicht lösliche Verbindungen ein und verbessern dadurch den Nährwert des Bodens wesentlich. Sie verändern auch die physikalischen Eigenschaften des Bodens, wenn sie mit mineralischem Boden gemischt sind, erhöhen sein Absorptionsvermögen, seine Wärmekapazität, seine Wasserkapazität u. a. Durch die letztere besonders wird der jeweilige Wassergehalt des Bodens ungeheuer stark beeinflußt. Wie groß dieser Einfluß auf die Bildung der Pflanzenvereine ist, geht am besten daraus hervor, daß oft nur durch Auftragen von Humus (Kompost usw.) baumlose, sonnige Hügel in Wälder, Obstgärten usw. verwandelt werden können.

Es bestehen große Unterschiede zwischen den Humusböden je nach dem Grade der Zersetzung und nach den humusbildenden Pflanzen- und Tierarten. Die zahlreichen, z. T. für die praktische Benutzbarkeit außerordentlich verschiedenartigen Humusablagerungen haben im Laufe der Jahrzehnte eine sehr verschiedene und oft irreführende Bezeichnung erfahren. Potonié[1]) ist es deshalb als großes Verdienst anzurechnen, daß er eine wissenschaftliche Gliederung angestrebt hat, die auch zu einer einheitlichen Nomenklatur führen soll.

Von den verschiedenen Formen, worunter die Humusbildung vor sich geht, besprechen wir zuerst den an Humus reichsten Boden, nämlich den

A. Torfboden. Kommt sauerstoffhaltiges Wasser mit organischen Stoffen in Berührung, so wird ihm hierdurch sein Sauerstoff entzogen. Wird dann der Zutritt von Sauerstoff verhindert und wird die Arbeit der kleinen Tiere und Pflanzen ausgeschlossen, so geht in vielen Fällen eine unvollständige Zersetzung und Umbildung der organischen Reste vor sich; die Folge wird sein, daß Kohlenstoff angehäuft wird, desto mehr, je mehr die Luft abgeschlossen ist. Überall, wo organische Substanz gezwungen ist, sich unter Luftabschluß zu zersetzen, entstehen freie Säuren, in diesem Falle bilden sich sogenannte Humussäuren (Colloidstoffe von saurem Charakter): es entsteht Torf. Der Wärmegrad des Wassers ist für die Torfbildung von Bedeutung: er darf weder zu hoch noch zu niedrig sein; die Torfbildung findet sich daher besonders in gemäßigten und kalten Gegenden. Der Torf ist ein an Kohlenstoff reicher, brauner (hell- bis schwarzbrauner) Humus, der viele freie „Humussäuren“ und andere Säuren hat, die die im Torfe begrabenen Reste von Organismen erhalten. Durch Entwässerung und Durchlüftung kann Torf in Humus verwandelt werden, der für Pflanzen gut ist. Torf enthält 1 bis 2 (bis 3)% Stickstoff und 0 bis 4% Kalk

[1]) Vergl. besonders Potonié 1906, 1908, 1911.

(gewisse, z. B. gotländische Moore haben angeblich bis 3,21% Stickstoff und auch viel Kalk), enthält aber sehr wenig Kali und noch weniger Phosphorsäure. Daß sich von diesen wichtigen Pflanzennahrungsstoffen so wenig findet, rührt daher, daß die Säuren des Torfes mit Alkalien lösliche Salze bilden, die ausgewaschen werden[1]). Je nach der Herkunft des Torfes und der Pflanzenzusammensetzung desjenigen Vereines, aus dem er seinen Ursprung nahm, sind die physikalischen und chemischen Eigenschaften sehr verschieden[2]).

Torfboden hat folgende Eigenschaften. Er hat von allen Böden die größte Wasserkapazität, so daß er vielmal mehr Wasser aufnehmen kann, als seine festen Teile wiegen; lufttrockner Torf hat nur 15—20% Wasser. Torf quillt durch Wasserzufuhr zu einem weit größeren Volumen auf, schrumpft aber durch Austrocknen ein und erhält Risse. Wenn er ganz ausgetrocknet ist, wird er öfter außerordentlich lose, fast staubförmig (Torfmull; mit den Mullwehen ist der Flugsand zu vergleichen). Setzt man die Bindigkeit des Tones zu 100, so ist die des Torfes nur 9. Er ist für Wasser fast undurchlässig, und sein Wasserhebungsvermögen ist größer als bei allen anderen Bodenarten. Er ist stark hygroskopisch (nimmt bis zu 10% Wasserdampf auf). In bezug auf die Wasserleitung verhalten sich die Torfe (z. B. von Heide- und Wiesenmooren) sehr verschieden. Heidetorf, in erster Linie Sphagnumtorf, leitet das Wasser leicht, ist deshalb überall gleichmäßig feucht; Wiesentorf kann oben trocken, unten naß sein.

Wegen seiner dunkeln Farbe wird Torf von der Sonne stark erwärmt, aber umgekehrt nachts stark abgekühlt. Trotz seiner dunkeln Farbe ist Torfboden ein kalter Boden, weil er gewöhnlich wasserreich ist.

Salpeterbildende und viele andere Bakterien des alkalisch reagierenden Bodens können in Torfboden wegen seines Säuregehaltes nicht gedeihen, trotzdem ist die Zahl der Bakterien nach Dachnowsky in den obern Schichten des Torfes sehr groß; sie spielen bei der Bildung des Torfes eine nicht zu unterschätzende Rolle. Jeder Pflanzenverein hat seine eigene Bakterienflora. Näheres über Torfboden im 4. Abschnitte. Genaue Torfuntersuchungen sind neuerdings von Dachnowsky[3]) ausgeführt worden.

B. Rohhumus (Trockentorf; dänisch Mor, mit kurzem o) ist „eine Torfbildung auf dem Trocknen"[4]), eine schwarze oder schwarzbraune, torfartige Masse, die von dicht verfilzten Pflanzenresten, nämlich von Wurzeln, Rhizomen, Blättern, Moosen, Pilzhyphen u. a. gebildet wird.

---

[1]) Vergl. auch v. Leiningen 1912.

[2]) Zailer und Wilk 1907.

[3]) Dachnowsky 1908, 1909, 1912.

[4]) P. E. Müller 1878, 1884. Deutsche Ausgabe 1887 a, S. 45.

Nach der Hauptmasse der Bestandteile spricht man von Heide *(Calluna)*-rohhumus, Moosrohhumus, Buchenrohhumus, Fichtenrohhumus, Tannenrohhumus, Eichenrohhumus, Kiefernrohhumus [1]) usw. P. E. Müller [2]) spricht in der deutschen Ausgabe seiner Studien von Heidetorf, Buchentorf, Eichentorf (vergl. auch Grebe) [3]). Besonders gewisse Pflanzenarten bilden Rohhumus, weil sie sehr dünne, zahlreiche und stark verzweigte Wurzeln (oder Rhizoiden) ausbilden, die gerade an der Bodenoberfläche liegen und die Pflanzenreste in einen dichten Filz verweben; solche Arten sind z. B. Rotbuche, *Calluna*, *Vaccinium myrtillus*, *Picea excelsa*. Die meisten dieser Pflanzen besitzen Mykorrhizen, die sicher die Verfilzung befördern. Der Rohhumus kann an Pflanzenteilen so reich sein, daß er zur Feuerung gebraucht werden kann (Heidetorf); er kann 50—60% organische Teile enthalten. Da er über dem Boden einen so dichten, zähen Filz bildet, schließt es einerseits von den darunter liegenden Schichten die Luft (den Sauerstoff) ab und saugt anderseits Wasser begierig wie ein Schwamm ein und hält es mit großer Kraft fest (in unseren regnerischen Klimaten ist er oft einen großen Teil des Jahres naß). Daher werden in ihm wie im Torfe Humussäuren [4]) reichlich gebildet. Er reagiert wie Torf sauer. Es finden sich in ihm nur wenige Tiere, meistens Rhizopoden und Anguilluliden, aber keine Regenwürmer. Rohhumus tritt im Walde besonders an den dem Winde ausgesetzten Stellen auf [5]), während sich der gewöhnliche Humus mit seinen Regenwürmern und anderen Tieren an die frischen und geschützten Stellen hält; wenn gewöhnlicher Humus in einem Buchenwalde durch ungünstiges Holzfällen und ähnliches in Rohhumus übergegangen ist, so kann sich die Buche nicht weiter verjüngen, sie verschwindet und macht in vielen Fällen der *Calluna*-Heide Platz [6])

Die Entstehung des Rohhumus wird durch niedrige Temperaturen befördert, namentlich, wenn diese zugleich mit feuchter Witterung eintreten [7]); daher die Zunahme der Rohhumusbildungen in den feuchten maritimen Klimaten (mit nassen Wintern) und in den arktischen Regionen und Hochgebirgen.

Das Wesen der sogenannten Humussäuren ist noch lange nicht aufgeklärt, die chemische Struktur ist nur bei wenigen einfacher gebauten bekannt, von denen nicht sicher ist, ob sie in dieser Form einen wesentlichen Anteil in der Natur bilden. Die neuere Chemie der

[1]) Vergl. Möller 1908.
[2]) P. E. Müller 1887.
[3]) Grebe 1896; Graebner 1909; Potonié 1906—11.
[4]) Süchting 1912.
[5]) Emeis 1907, 1910; P. E. Müller a. a. O.
[6]) P. E. Müller 1887; Graebner 1895—1910.
[7]) Ramann 1886, 1905, 1911.

Kolloiden scheint die älteren Ansichten über die Natur der Humusstoffe vollständig umzugestalten. Die ungeheuer leichte Zersetzbarkeit derselben erschwert alle Untersuchungen sehr. Selbst die Untersuchung des physikalischen Verhaltens hat vielfach zu keinen zweifellosen Resultaten geführt; so spricht sich Blanck[1]) z. B. dahin aus, daß die Diffusionsfähigkeit der Salzlösungen in sauren Böden mindestens sehr stark herabgesetzt ist. Dem widerspricht Minssen[2]) sehr energisch. Daß die Aufnahmefähigkeit der Wurzeln in sauren Böden stark herabgesetzt wird, dafür lassen sich zahllose Beobachtungen anbringen[3]).

Die Bildung einer Rohhumusschicht führt auch in der Beschaffenheit der darunter liegenden Bodenschichten große Veränderung herbei, die durch P. E. Müllers[4]) bahnbrechende Untersuchungen aus Dänemark am besten bekannt geworden und in ihren Hauptzügen folgende sind[5]):

Die mit Regenwasser aus dem Rohhumus in den darunterliegenden an löslichen Salzen armen ausgelaugten Sandboden hinabsickernden Humussäuren mit humussauren Verbindungen werden in Berührung mit sauerstoffreichen anorganischen (namentlich Eisenoxyd-) Verbindungen oxydiert, und es entstehen z. B. leicht lösliche Eisenoxydulsalze, die durch kohlensäurehaltiges Wasser aus den oberen Bodenschichten ausgewaschen werden. Dadurch werden diese entfärbt, verlieren fast ganz ihr Absorptionsvermögen, werden sehr nahrungsarm, und unter dem Rohhumus bildet sich hellgrauer oder schwarzer Bleisand[6]) (Heidesand, Bleichsand[7]). Durch Austrocknen des Rohhumus werden mehrere der ursprünglichen leicht löslichen Humusstoffe schwer löslich und als Humuskohle ausgeschieden.

Die Wasserbewegungen führen ferner Tonteilchen, Eisenoxyd und Humusteile, die nur in salzarmem Wasser löslich sind, weg und führen sie durch den an Salzen armen Bleisand hindurch in die Tiefe, wo sie an der unteren Grenze des ausgelaugten Bleisandes an die noch in Verwitterung begriffene, daher noch lösliche Salze enthaltenden Bodenteilchen kommen. Das Wasser nimmt Salze auf und die Humussäuren werden als gallertige Masse niedergeschlagen, die bei einem bestimmten Grade der Trockenheit wohl durch chemische Veränderung fest und in Wasser unlöslich werden. Die Sandkörner verkleben und es bildet sich

[1]) Blanck 1903; vergl. auch Ramann 1905, 1911.
[2]) Minssen 1905, 1907.
[3]) Süchting 1912.
[4]) P. E. Müller 1878, 1884, 1887.
[5]) Vergl. auch Ramann 1886, 1905; Warming 1896; Früh und Schröter 1904.
[6]) Müller, Ramann, Graebner a. a. O.; Mayer 1903; Emeis 1908.
[7]) Albert 1907; Leiningen 1911.

die rotbraune oder braune Bodenschicht, die man Ortstein[1]) (oder Ahl, in Ostpreußen auch Kraulis, in Westfriesland Knick, englisch: hard-pan, moor-pan, französisch: alios; Fuchserde, Roterde, Branderde, wenn sie noch nicht steinartig hart ist), nennt, die etwa 1/2 m mächtig sein kann und die im fertigen Zustande für Pflanzenwurzeln undurchdringlich ist.

Der Übergang vom gewöhnlichen Humusboden zu Rohhumus wird dadurch hervorgerufen, daß

1. sich Pflanzen mit dicht verfilzten Wurzeln einfinden,
2. die Tiere, insbesondere die Regenwürmer, verschwinden, so daß der Boden nicht durchgearbeitet wird,
3. die Bodenteile, namentlich die Sandkörner, zusammensinken, wodurch der Boden fester und luftärmer wird.

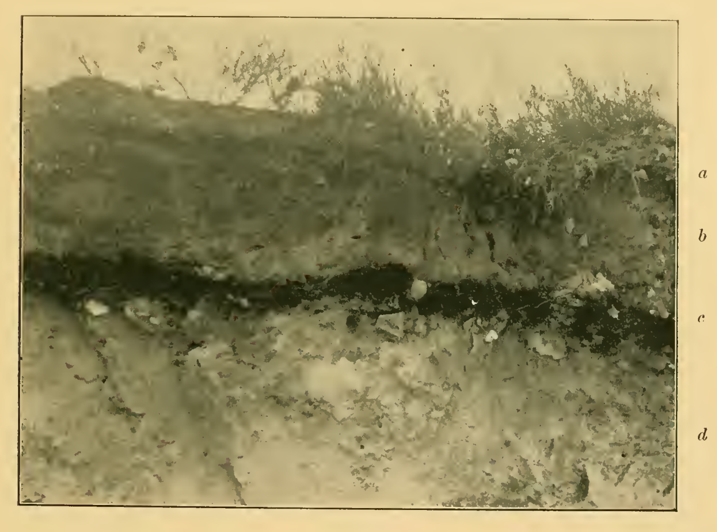


Fig. 44. Typisches Bodenprofil der Ortsteinheide.
a Rohhumus; *b* Bleisand; *c* Ortstein; *d* Gelber und darunter weißer Sand.
Lüneburger Heide. (Graebner phot.)

C. Gewöhnlicher Humus (Waldhumus, Gartenhumus, milder Humus usw.; dänisch Muld; deutsch Mull) ist ein inniges Gemisch von Sand und Ton mit Humusstoffen (8—10%), ein Gemisch, das größtenteils durch Tiere und Wasser entsteht (vergl. 17. Kap.). Er reagiert

[1]) Müller, Ramann, Graebner a. a. O.; Warming 1896; Emeis 1900, 1908, 1910; Mayer 1903; Münst; v. Leiningen 1908, 1912.

fast stets neutral oder alkalisch. Er enthält reichlich Regenwürmer, Insekten, Pilzmyzelien (namentlich solche von Verwesungspilzen) usw. Daß Humusboden ein vorzüglicher Nährboden für Pflanzen ist, wird teils durch seine physikalischen Eigenschaften bewirkt (locker, krümelig, durchlüftet), teils durch seine chemischen, indem er viele Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen enthält, teils durch den Umstand, daß die Humusstoffe mit sonst schwer löslichen Nahrungsstoffen leicht lösliche Verbindungen eingehen. Die Humusbildung in den Wäldern vertritt z. T. das Düngen und die Bodenbearbeitung des Ackerbaues.

Faktoren, die die Verwesung der organischen Substanz befördern, hindern die Humusbildung; nach Wollny sind die Wärme und Feuchtigkeit von größter Wichtigkeit. Wie bei allen physiologischen Prozessen gibt es hier ein Minimum, ein Optimum und ein Maximum. Temperaturen über dem Maximum sind kaum von irgendwelcher Wichtigkeit. Das Wasser verdrängt mit seiner Zunahme immer mehr die Luft aus den stärker wasserhaltenden und dichteren Böden wie Lehm und Humus und wird deshalb eine Zunahme der hemmenden Wirkung auf die Verwesung organischer Substanz, also eine Zunahme der Humusbildung bewirken und zwar selbst dann schon energisch, wenn der Boden noch nicht mit Wasser gesättigt ist.

Sonne und Wind verhindern die Humusbildung, obwohl sie bei einmal vorhandenem Humus seine Verdichtung zu Rohhumus stark befördern können (s. S. 111). Die Humusstoffe verschwinden aus dem Boden durch Wärme, Licht und Sauerstoff; der Kohlenstoff wird zu Kohlensäure, der Stickstoff zu Salpetersäure[1]) usw., der Wasserstoff zu Wasser oxydiert.

In niedrigen Breiten geht die Verwesung in den trockenen Jahreszeiten außerordendlich langsam vor sich, zu feuchten Zeiten dagegen ist sie sehr beschleunigt; in den meisten Gebieten ist sie dort so ausgiebig, daß nur ein sehr humusarmer Boden[2]) übrig bleibt. In den Tropen und subtropischen Gebieten befindet sich daher eigentlicher Humusboden nur in schattigen Wäldern[3]). Torfboden ist sehr selten, aber er kommt dort vor, wo das Klima genügend feucht ist[4]); typische Moore fehlen[5]).

In Steppen und Wüsten ist der Boden gleichfalls meist arm an Humus, weil die Pflanzen recht spärlich sind, auch wenn der Boden zeitweise feucht genug ist. Nur in dicht bewachsenen Grassteppen ist öfter

---

[1]) Über das Vorkommen und die Bildung von Salpetersäure im Wald und Heideboden vergl. Weiss 1910.

[2]) Hilgard 1892.

[3]) Warming 1892; Vahl 1904 b.

[4]) Ule 1901.

[5]) Vergl. Früh und Schröter 1904 S. 143.

reichlich Humus (Schwarzerde, Tschernosem in Rußland) gebildet, besonders auf den dicht gelagerten Lößböden[1]).

In kühlen gemäßigten Ländern ist Humusboden häufig; nur an offenen der Sonne und dem Winde voll ausgesetzten Stellen, wie z. B. auf Dünen ist der Humus meist nur spärlich. Rohhumus (s. S. 89) ist überall dort häufig, wo durch irgend eine Ursache die Verwesung gehindert wird. Nach Ramann[2]) kann es Mangel an Nahrung, Luftabschluß, Überfluß oder Mangel an Wasser oder niedrige Temperatur



Fig. 45. Anflugkiefern auf Ortsteinboden; die Hauptwurzeln biegen auf den Ortstein wagerecht ab und steigen später schräg auf (Graebner).

sein. Die Rohhumusformationen sind besonders in den Heidegebieten des atlantischen Klimas im westlichen Europa weit verbreitet, wo die Sommer kühl sind, ebenso sind sie sehr häufig in alpinen Lagen oder in arktischen Ländern[3]).

Verschiedene Pflanzenarten verlangen höchst verschiedenen Humusreichtum im Boden. Kerner hat die Pflanzen danach in drei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe kann den nackten Fels, die ödeste Sand-

---

1) Albert 1907.
2) Ramann 1893, 1895.
3) Kerner 1863; Warming 1887; Vahl 1913.

oder Grusflur usw., wo es keine Spur Humus gibt, besiedeln (hierher z. B. die subglacialen Pflanzen, viele Tundrenpflanzen, Wüstenpflanzen u. a.); ihre Samen oder Sporen werden vorzugsweise vom Winde fortgeführt. Zur zweiten Gruppe gehören Pflanzen, die eine mittlere Menge Humus beanspruchen, wozu Kerner unter anderem einen Teil der Gramineen und Cyperaceen rechnet; und zur dritten Gruppe gehören Pflanzen, die nur in reichem Humus, in den Resten früherer Vegetation, gedeihen, nämlich viele Orchidaceen, *Pirola-* und *Lycopodium*-Arten, *Azalea procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, mehrere andere Moorpflanzen, Halbsaprophyten und schließlich die stark umgebildeten Ganzsaprophyten (*Monotropa*, *Neottia* u. v. a.). Daß zwischen den ungewöhnlichen Formen der letzteren und ihrer Ernährungsweise, also zwischen ihren Formen und dem Boden, worauf sie leben, eine Korrelation besteht, dürfen wir als sicher ansehen; aber Näheres wissen wir nicht darüber[1]).

Für Parasiten, die schmarotzend auf anderen lebenden Pflanzen wachsen und aus ihnen ihre Nahrung ziehen, kann der Körper der Wirtspflanze als das Substrat, als der Boden betrachtet werden, an den sie unbedingt gebunden sind (*Loranthaceae*, *Cuscuta*, *Orobanche*, parasitische Pilze usw.). Näheres vergl. Kap. 35.

6. **Unter Wasser gebildete Böden** (Schlamm). Im Meere werden feine Humusteilchen durch die Tätigkeit der blaugrünen und auch anderen Algen angehäuft und an den ruhigsten Buchten usw. niedergelegt; sie bilden z. B. die Grundlage für die fruchtbaren Marschen der Nordsee[2]). Eine andere Art von Schlamm entsteht in Mangrovesümpfen. An vielen Buchten und an den Mündungen vieler Flüsse häufen sich Schlammassen an, die durch Eisensulfide tiefschwarz gefärbt sind; nach Beijerinck und van Delden[3]) spielen anaerobe Bakterien bei ihrer Bildung eine Rolle.

Im Süßwasser bilden sich zahlreiche andere Schlammformen. An den Flüssen werden von den herabgebrachten feinen Teilen recht verschiedene Formen abgelagert, je nach der Wasservegetation des betreffenden Flusses, seiner Strömungsgeschwindigkeit und der Zusammensetzung der durchströmten Bodenarten; namentlich letztere bestimmen den geologischen Charakter des betr. Schlammes. — „Pollenschlamm" entsteht durch die Anhäufung des Pollens windblütiger Bäume, wie der Nadelhölzer, der Buchen usw. — Andere Ablagerungen werden durch chemische Prozesse bewirkt, die mehr oder weniger auf die Tätigkeit niederer Organismen zurückzuführen sind.

---

[1]) Für weitere Aufschlüsse über Torf vergleiche das große Werk von Früh und Schröter 1904.

[2]) Wesenberg-Lund und Warming 1904, Warming 1906, und 4. Abschnitt.

[3]) Beijerinck 1895; A. v. Delden 1903; Wesenberg-Lund und Warming 1904.

Kohlensaurer Kalk spielt in der Zusammensetzung des Schlammes namentlich in größeren Teichen und Landseen eine große Rolle. An oder in vielen grünen Pflanzen (*Potamogeton, Helodea, Characeae*, gewissen Algen usw.) wird durch die Atmung dieser Gewächse kohlensaurer Kalk niedergeschlagen, der sich öfter schon während des Sommers in Krusten ablöst und zu Boden sinkt, sicher aber im Herbst mit dem Absterben dieser Pflanzenteile. Am Grunde des Gewässers reichert sich der kohlensaure Kalk entsprechend der Stärke der Verwesung (in sauerstoffreicherem Wasser) an, so daß der Schlamm mitunter bis über 80 oder gar 90% Kalk enthält.

Eisenverbindungen sind oft abgelagert und zwar mit oder ohne Tätigkeit von Bakterien, blaugrünen Algen usw.

Eine ungemein große Rolle spielen die Schlammablagerungen in ruhigen Seen, in Teichen usw., wo sie namentlich die Verlandung befördern; sie entstehen durch die Überreste von Pflanzen und Tieren, die im wesentlichen verfaulen (Faulschlamm, Sapropel; Potonié) und bilden sich vorzugsweise in den kühleren gemäßigten Zonen. Einige (in Skandinavien „Gytja“ genannte) sind strukturlose graue oder braune Massen, welche neben den Resten von Pflanzen und kleinen Tieren vielfach die mehr oder weniger gelösten resp. zersetzten Exkremente der Wassertiere enthalten. Nach Potonié enthalten sie eine große Menge fetten Öles. Einen sehr wichtigen Bestandteil für diesen Schlamm liefert das Plankton, besonders in sehr diatomeenreichen Seen. In anderen Fällen sind es vorzugsweise blaugrüne Algen oder die Chitinpanzer kleiner Süßwassertiere, die sich angehäuft finden. Die organischen Verbindungen all dieser Ablagerungen werden, ähnlich wie die des Humus und Torfes überhaupt, reduziert; die Gytja ist eine Art Humusbildung unter Wasser. In größeren bereits stark im Stadium der Verlandung fortgeschrittenen Seen kann die Wellenbewegung des Wassers in der Nähe der Verbindungszonen öfter ganze Bänke dieses Schlammes zusammentreiben (Tessendorff).

Besonders in flachen Gewässern mit vom Humusgehalt braun gefärbten Wasser und lebhaftem Pflanzenwuchs entsteht eine andere Ablagerung, die im nassen Zustande strukturlos, gallertig und braun gefärbt ist, im trockenen Zustande wird sie schwärzlich. An derartigen Orten findet sich gern eine Nymphaeaceen-Vegetation ein[1]).

[1]) Über die Schlammablagerungen in erster Linie des Süßwassers sind in neuerer Zeit viele Arbeiten erschienen. Von alten Arbeiten ist zu nennen H. v. Post 1862; neuere vergl. Ramann 1895, 1905; Weber 1903; Potonié 1905—1911; Früh und Schröter 1904; Wesenberg-Lund 1901; Ellis 1907; Graebner 1909; Baumann 1911: Dachnowsky 1912.

7. **Salzboden** ist ein von einer großen Menge Chlornatrium durchdrungener Boden von verschiedener (sandiger, toniger usw.) Beschaffenheit. Näheres im 4. Abschnitte (Kap. 48—52).

Ist der Boden dauernd feucht, so kann die Konzentration des Salzes ziemlich hoch steigen, ehe der Boden ganz pflanzenfrei wird; sie kann bis 4% Salzgehalt haben. Schweinfurth beobachtete bei 3% noch Weizenbau. Sobald aber auch nur kürzere Trockenperioden eintreten, die die Konzentration des im Bodenwasser gelösten Salzes stark steigern, ist der Boden schon bei 1% Salzgehalt völlig steril.

14. Kap. Sind die chemischen oder die physikalischen Eigenschaften des Bodens die wichtigsten?

Das Vorhergehende hat uns sehr viele Verschiedenheiten in den chemischen und den physikalischen Eigenschaften des Bodens kennen gelehrt, d. h. einerseits in der Menge und in der Art der Bestandteile, anderseits im Bau, in der Wasserkapazität, der Bindigkeit usw.

Kombinationen der verschiedensten Grade all dieser Faktoren rufen die ungeheure Mannigfaltigkeit der Pflanzenvereine eines Gebietes hervor.

Manche Arten sind gegenüber den Bodenarten recht indifferent; sie wachsen auf den verschiedensten derselben. So findet man *Phragmites communis* z. B. sowohl in süßem Wasser als in sehr salzhaltigem; nach Sickenberger soll *Typha latifolia* imstande sein, in den Sodaseen Ägyptens gut zu gedeihen. *Carex hirta* trifft man sowohl im trockenen Dünensande als auf wasserzügigen Wiesenstellen; viele Heidepflanzen wachsen auf der Heide sowohl trocken als naß, z. B. *Juniperus*, *Calluna*, *Empetrum* (Graebner). *Carex humilis* wächst nach Drude bei Dresden auf recht verschiedenen Bodenarten. Viele weit verbreitete oder kosmopolitische Arten zeigen nur wenig Vorliebe für eine bestimmte Bodenart, andere und zwar die meisten lassen aber deutliche Beziehungen zu bestimmten Bodenarten erkennen. Danach kann man die Pflanzen in bodenvage und bodenstete einteilen.

Von altersher ist man namentlich in Gebirgsländern mit verschiedener geognostischer Unterlage darauf aufmerksam geworden, daß das Vorkommen der Arten und das Gepräge der ganzen Vegetation mit dem Boden in einer gewissen Verbindung stehen. Beispielsweise kann auf das von Petry[1]) behandelte Kyffhäusergebirge hingewiesen werden, wo ein deutlicher Gegensatz zwischen der Vegetation auf dem Rotliegenden und der auf dem Zechstein besteht, nicht nur beim Walde und bei der Waldbodenvegetation, sondern auch z. B. bei der Unkrautflora und

---

[1]) Petry 1889.

namentlich bei der Vegetation der sonnigen, trockenen Höhe und Gebüsche. Das Rotliegende trägt infolge von Nahrstoffarmut eine spärliche und gleichförmige, teilweise mit den Heiden übereinstimmende Vegetation; das Zechsteingebiet hingegen hat Buchenwälder und eine Krautflora mit vielen Arten. Der Gegensatz zwischen den beiden Formationsabteilungen ist so scharf, daß man in Wald und Feld sogleich an der Pflanzendecke merken kann, ob man sich auf der einen oder der anderen befinde; und die Verhältnisse sind derart, daß dieser Gegensatz den Bodenverhältnissen zugeschrieben werden muß.

Ebenso kann man bei Montpellier[1]), in der Schweiz[2]), Australien (Cambage) und in vielen anderen Gebirgsländern den schärfsten Gegensatz in der Vegetation auf zwei dicht aneinander liegenden Fluren beobachten, ja selbst in Dänemark können solche Beobachtungen gemacht werden. Man kann z. B. in Jütland sehr scharf begrenzte Stellen mit der *Weingaertneria*-Assoziation (*W. canescens* mit *Trifolium arvense*, *Scleranthus*, *Hieracium pilosella* u. a.) in eine Flur eingestreut sehen, die zwar ebenfalls ein magerer Ackerboden ist, aber doch eine ganz andere Vegetation trägt nnd zahlreiche Maulwurfshaufen hat, während jene Stellen keine Haufen haben (die Vegetation wird gebildet von *Leontodon auctumnale*, *Jasione*, *Lotus corniculatus*, *Erigeron acris*, *Euphrasia officinalis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Achillea millefolium*' *Chrysanthemum leucanthemum*, *Equisetum arvense* u. a.).

Die Gründe der allgemein beobachteten Unterschiede in einem klimatisch ganz gleichartigen Gebiet hat man hauptsächlich in zwei verschiedenen Richtungen gesucht. Einige sahen die chemische Beschaffenheit des Bodens als entscheidend an, andere legten das Hauptgewicht auf seine physikalischen Eigenschaften, namentlich auf die Wärme und die Feuchtigkeitsverhältnisse. Die Hauptzüge in diesem noch schwebenden Streite[3]) sind folgende.

Die chemische Beschaffenheit des Bodens

Einer der ersten Vorkämpfer für die chemische Richtung war der Österreicher Unger. Er hob besonders den Gegensatz zwischen Kalk- und Kiesel- oder Schieferboden hervor und teilte die Pflanzen in drei Gruppen: Die bodenvagen, d. h. die gleichgültigen (indifferenten), bei denen die chemische Natur der Stoffe keine Rolle spielt, die bodenholden, die zwar einen bestimmten Boden vorziehen, aber an ihn nicht streng gebunden sind, und die bodensteten, die an eine bestimmte

[1]) Flahault 1893.

[2]) Magnin 1893.

[3]) Von neueren Arbeiten sei besonders auf G. Gola 1905 mit umfangreicher Litteraturangabe verwiesen. Zailer und Wilk 1907.

Bodenart gebunden sind. Hiernach kann man zwischen Kalk-, Kiesel-, Schiefer-, Salzpflanzen usw. unterscheiden (vergl. Kap. 12, S. 105 ff.).

Von anderen, die gleichfalls annehmen, daß die chemische Beschaffenheit des Bodens überwiegenden Einfluß habe, können die Deutschen Sendtner, Schnitzlein, Nägeli Kraus, Schimper u. a., die Franzosen Vallot, Fliche, Grandeau, Saint-Lager, Contejean (in späteren Jahren) und Magnin genannt werden; und im ganzen scheinen sich die französischen Forscher in neuerer Zeit hauptsächlich hier anzuschließen.

Es gibt verschiedenes, was für diese Auffassung spricht. Schon S. 100 wurde angeführt, daß gewisse Stoffe im Übermaße für gewisse Pflanzen Gifte werden. Am deutlichsten sieht man dieses beim Kochsalze. **Salzpflanzen** (Halophyten) haben nicht nur ein höchst eigentümliches morphologisches und anatomisches Gepräge, sondern auch eine ganz bestimmte topographische Verteilung an Küsten, in Salzsteppen und Salzwüsten. Viel Salz im Boden hat eine in hohem Grade ausschließende Kraft; Salz sterilisiert, ruft physiologische Trockenheit hervor und nur verhältnismäßig wenige Arten, meist bestimmter Familien (Chenopodiaceen u. a.) können Chloride in größerer Menge ertragen. Über diese Pflanzen vergl. den 4. Abschnitt.

Bei den anderen Stoffen, z. B. beim Kalk, ist die Sache schon zweifelhafter. Kalk ist für die Pflanzen notwendig. Von gewissen Pflanzen behauptete man (wie S. 81 erwähnt), daß sie den Boden, worin es viel kohlensauren Kalk gibt, fliehen sollten. Solche **kalkfliehende** Arten sollten sein: *Castanea sativa*, *Pinus maritima*, *Calluna vulgaris*, *Erica*-Arten, *Sarothamnus scoparius*, *Genista Anglica*, *Ulex Europaeus*, *Pteridium aquilinum*, *Rumex acetosella* u. a. Pflanzen, die wir teilweise auf unseren Heiden und auf Rohhumus finden, ferner Gramineen, Cyperaceen, viele Flechten und Laubmoose, besonders *Sphagnum*[1]), und unter den Algen z. B. die Desmidiaceen. Die genannten Blütenpflanzen sollen auf einem Boden, der mehr als 0,02 bis 0,03% kohlensauren Kalk enthält, nicht gedeihen können. C. A. Webers und Graebners Kulturen haben aber deutlich gezeigt, daß die meisten dieser Pflanzen nicht durch den Kalk als solchen leiden (vergl. darüber S. 102—3).

Andere Pflanzen werden als besonders **kalkliebende** angeführt, die einen Boden mit vielem kohlensauren Kalk nicht verlassen, z. B. Papilionaceen (*Trifolium*, *Anthyllis vulneraria*, *Ononis natrix* u. a.), Rosaceen, Labiaten, viele Orchidaceen, *Tussilago farfarus* u. a. Unger führt eine ganze Reihe von Beispielen für Kalkfloren an. In den Alpen wachsen auf Kalk *Rhododendron hirsutum*, *Achillea atrata*, *Primula auricula* usw.,

[1]) Fliche und Grandeau 1888, vergl. Contejean 1893, dagegen Weber 1900 und S. 103.

auf Urgestein dagegen *Rhododendron ferrugineum*, *Achillea moschata*, *Primula hirsuta* usw. Nach Blytt[1]) sind *Ophrys muscifera* und *Libanotis montana* die einzigen von allen Gefäßpflanzen Norwegens, die sich ausschließlich auf Kalk finden. Adamović[2]) gibt umfangreiche Listen der Kalk- und Kieselpflanzen der Balkanländer. Die englichen Botaniker, z. B. Moss, Tansley, tun dasselbe für England. Kalkliebende Algen sind z. B. *Mesocarpaceae*.

Die **„Kieselpflanzen“** werden zu den Kalkpflanzen in Gegensatz gebracht. Die vorhin erwähnten „kalkfliehenden“ Arten werden als Kieselpflanzen aufgefaßt. Das Verhältnis ist hier vielleicht das, daß sie durch Konkurrenz vom Kalk vertrieben werden und den Boden wählen müssen, wo der Kalk in sehr geringer Menge auftritt, ohne eine besondere Vorliebe für Kieselsäure zu haben, die ein sehr neutraler Stoff ist; so hat z. B. Contejean das Verhältnis aufgefaßt. Zu den Kieselpflanzen gehören die meisten bei uns auf Sandboden und Moorboden wachsenden Pflanzen.

Salpeterpflanzen (nitrophile Pflanzen, Nitrophyten, Ruderalpflanzen) gedeihen am besten da, wo es im Boden viel Ammoniak- und Salpetersäureverbindungen gibt, daher besonders in der Nähe von menschlichen Wohnungen (Düngerhaufen, stark gedüngter Boden). Sie gehören besonders zu gewissen Familien (Chenopodiaceen, Cruciferen, Solanaceen u. a.) und in ihrem Zellsafte kommen salpetersaure Salze vor. Andere Arten entwickeln sich auf einen solchem Boden kümmerlich, weil sie in ihr Gewebe mehr Salpeter aufnehmen, als sie ertragen können[3]). Gewisse Moose *(Splachnaceae)* und Pilze gedeihen nur auf Mist resp. auf tierischen Exkrementen, Kadavern usw.[4]).

Sernander[5]) hat eine wichtige Arbeit über nitrophile Flechten publiziert; er unterscheidet ornithokoprophile und saprophile (koniophile) Arten. Sie bilden besondere Associationen auf dem Felsen.

Die Solfataren Javas haben nach Holtermann[6]) eine eigentümliche Flora, die sich von anderen unterscheidet.

Auch andere Stoffe können Gifte werden, wenn sie in großer Menge zugeführt werden; streut man z. B. auf eine Wiese Gips, so sterben gewisse Farne und Gräser, während Klee üppiger wird; desgleichen kann Eisen (Eisensulfat, Eisenoxydul) schädlich wirken, wenn es in

---

[1]) Blytt 1893.

[2]) Adamović 1909.

[3]) Schimper 1890—1891.

[4]) Über die Assimilation der Ammoniak- und Nitratverbindungen vergl. Marchal und Carpiaux 1896.

[5]) Sernander 1912.

[6]) Holtermann 1907.

Menge vorhanden ist, obwohl es zu den absolut notwendigen Nahrungsstoffen gehört.

Bei Rothamstedt in England angestellte Versuche haben die Bedeutung der chemischen Beschaffenheit der Nahrung in besonders deutlicher Weise dargelegt; es zeigte sich, daß Stickstoffdündung, besonders mit Salpetersäureverbindungen, die Gräser vorwiegen ließ, so daß diese die Leguminosen verdrängten, während umgekehrt namentlich Kalisalze die Leguminosen förderten. Kulturversuche auf Hochmoor haben nach C. A. Weber zu ganz ähnlichen Resultaten geführt, gewisse Gräser wurden von andern verdrängt[1]. Aber im allgemeinen kann man wohl nicht sagen, daß die Versuche der chemischen Richtung eine vorzügliche Stütze geliefert hätten; Kalkpflanzen, Kieselpflanzen, Galmeiveilchen, selbst Salzpflanzen können wohl stets sehr gut auf einem Boden gedeihen, der von den betreffenden Stoffen nicht mehr enthält, als überhaupt jeder Boden, z. B. in botanischen Gärten. Andrerseits spielt der Nährstoffgehalt eine hervorragende Rolle[2].

Aug. Pyr. de Candolle fand auf siebenjährigen Reisen fast alle Arten auf chemisch verschiedenem Boden, und Blytt z. B. ist zu dem Ergebnis gekommen, daß sich die sehr wenig bodensteten Arten, die er 1870 in Norwegen gefunden hatte, durch ausgedehntere Untersuchungen an Anzahl vermindert haben.

„Jedes Verbreitungsverhältnis kann durch zweierlei Gründe verursacht werden, entweder durch physikalische oder durch chemische, deren gleichzeitiges Auftreten uns hindert, die Rolle jedes einzelnen deutlich zu erkennen"[3]. Dies ist vollständig richtig, und die Geschichte der Wissenschaft zeigt, daß andere Botaniker den physikalischen Verhältnissen eine größere Bedeutung als den chemischen beilegen.

Die Bedeutung der physikalischen Verhältnisse. Der wichtigste Wortführer für die überwiegende Bedeutung der physikalischen Verhältnisse war der Schweizer Jules Thurmann (1849) in seinen Arbeiten über die Pflanzenwelt des Jura. Man kann seine Lehre kurz so zusammenfassen: Es ist der Bau des Bodens, der die Verteilung der Arten regelt; von diesem Bau hängen namentlich der Wassergehalt und die Wärmeverhältnisse des Bodens[4] ab; dieselbe Art kann auf sehr verschiedenen Bodenarten wachsen, wenn sie dieselben Feuchtigkeitsverhältnisse antrifft.

---

[1]) Über die Bedeutung des Kalks auf Rohhumus in Buchenwäldern hat P. E. Müller und Müller mit Weis (P. E. Müller und Fr. Weis 1906, 1913) eine Reihe interessante Versuche angestellt. Wird Kalk in hinreichender Menge dem Boden zugeführt, gediehen die Buchen vorzüglich, verglichen mit dem ursprünglichen Zustande.

[2]) Vergl. auch Sorauer 1909.

[3]) Vallot 1831.

[4]) Vergl. Mitscherlich 1898 über die Benetzungswärme des Ackerbodens.

Thurmann hebt das verschiedene Vermögen der Felsarten hervor, unter der Einwirkung von Luft, Wasser und Wärme (sowohl Frost als Hitze) zu verwittern. Er teilt sie danach in eugeogene und in dysgeogene. Einige Felsarten verwittern leicht und bilden schnell lose Massen (Grus, Sand u. ähnl. „Detritus“); diese „weichen“ Felsarten nennt er eugeogen[1]) und nach dem Grade der Feinheit der Verwitterungsprodukte pelogen[2]) (die Teilchen sind dann sehr fein, staubförmig; vorzugsweise Ton- und Mergelboden) und psammogen[3]) (die Teilchen sind gröber, „Sand“). Je nachdem der Boden mehr oder weniger pelogen oder psammogen ist, bildet Thurmann durch die Vorsilben per-, hemi- und oligo-Unterabteilungen oder spricht von pelopsammitischem Boden. Im Gegensatz zu den leicht verwitternden Felsarten nennt er die harten, schwierig angreifbaren dysgeogen[3]); sie bilden wenige oder keine Verwitterungsprodukte.

Der feine Boden nimmt, wie S. 85 erwähnt, mehr Wasser in sich auf als der wenig verwitterte Felsboden. Die eugeogenen Felsarten rufen daher einen feuchten und kalten Boden, die dysgeogenen einen trocknen und warmen hervor.

Die Pflanzen, die den feuchten Boden und das eugeogene Gelände suchen, nennt Thurmann hygrophil[4]) (Feuchtigkeit liebend), Pflanzen, die den trockneren Boden und die dysgeogenen Felsen suchen, nennt er xerophil[5]) (Trockenheit liebend). Seine hygrophilen Arten entsprechen ungefähr den Kieselpflanzen Ungers und anderer, seine xerophilen ungefähr deren Kalkpflanzen, entsprechend Hygrophyten, Pflanzen, die einen hygrophilen Bau resp. hygrophile Anpassungen zeigen, Xerophyten, von xerophilem Bau. Die auf allen Bodenarten vorkommenden Pflanzen nennt Thurmann Ubiquisten. Daß nun ein so offenbarer Unterschied z. B. zwischen der Kalkbodenflora und der Kieselbodenflora besteht, wird nicht durch die Vorliebe der Arten für Kalk oder Kieselsäure verursacht, sondern durch den Umstand, daß die Kalkfelsen schwierig verwittern und das Wasser durch Spalten und Risse in der Regel schnell ablaufen lassen; sie bilden einen trocknen, warmen und wenig tiefen Boden, während Quarz und Feldspatgestein einen losen, tiefen, feuchten und kalten Boden bilden. Wenn Gesteinsarten mit derselben chemischen Zusammensetzung in einigen Fällen hart und fest sind, in anderen stark verwittern, so findet man auf dem ersten Boden „Kalkpflanzen“, selbst wenn er Kieselboden ist, auf dem anderen „Kieselpflanzen“, selbst wenn er Kalk ist.

---

[1]) Von ἐυ-, gut, schön, hier soviel wie typisch, γὴ, γαῖα, die Erde und γένος, Abstammung, Entstandenes.

[2]) Von πηλός, Ton, Lehm, Schlamm.

[3]) Von ψάμμος, Sand, resp. δυσ-, miß- (also etwa schwierig).

[4]) Von ὑγρός, feucht, naß und φιλέω, liebe.

[5]) Von ξηρός, trocken.

Ferner kann eine Pflanzenart in einem bestimmten Klima einen gewissen Boden wegen seiner physikalischen Eigenschaften verlangen, z. B. in einem feuchten Klima einen warmen und trocknen Boden wie Kalk, aber in anderem Klima einen ganz anderen Boden vorziehen, z. B. in einem warmen und trocknen Klima einen feuchten und kalten Kieselboden. Ein günstiger Boden kann einer Pflanze dazu verhelfen, daß sie in einem weniger günstigen Klima gedeiht; nach Blytt haben z. B. viele Arten in Norwegen ihre Nordgrenzen und Höhengrenzen auf Kalk. Eugeogene und dysgeogene Felsarten können dieselbe Flora tragen. So scheint die Verbreitung der Rotbuche in Südfrankreich erklärt werden zu müssen. Sie gilt bei uns in Nordeuropa für eine kalkliebende Pflanze, aber im mediterranen Gebiete bildet sie nach Flahault[1]) nur auf Kieselboden ausgedehnte Wälder und steht auf dem trocknen, warmen Kalkboden vereinzelt, von *Quercus sessiliflora* bezwungen, nur nicht in den kühlen Tälern mit nördlicher und östlicher Richtung.

Eine und dieselbe Bodenart kann an verschiedenen Stellen sehr verschiedene Verhältnisse in bezug auf Licht, Wärme, Feuchtigkeit und Wind besitzen, so daß verschiedene Pflanzenvereine zur Entwicklung kommen. Daher sieht man auch, daß manche Pflanze in einer Gegend bodenstet, in einer anderen bodenvag ist. Adamović[2]) gibt ein schönes Beispiel: Die halkholden *Achillea clypeolata* und *Euphorbia myrsinites* kommen in kühleren Gegenden nur auf Kalk, in warmen auch auf feuchteren Standorten, nehmen hier auch mit anderen Standorten vorlieb.

An Thurmann hatte sich z. B. Contejean angeschlossen, der jedoch später zu der anderen Meinung überging; ferner stehen ihm am nächsten Alph. de Candolle, Čelakovský, Krasan (vergl. S. 94), Kerner, H. von Post, Blytt, P. E. Müller, Negri, G. Kraus u. a.[3]). Thurmanns Theorie kann jedoch sicher nicht alle Fälle erklären.

In beiden Theorien ist offenbar etwas Wahres enthalten; sowohl chemische als physikalische Verhältnisse machen sich geltend; das Richtige scheint zu sein, daß in einigen Fällen die chemischen Eigenschaften des Bodens, in anderen Fällen die physikalischen (namentlich das Vermögen des Bodens Wasser festzuhalten) die größte Bedeutung haben. Wenn wir Länder wie Dänemark oder das norddeutsche Flachland betrachten, deren Boden aus einem bunten Gemisch der Verwitterungsprodukte der verschiedenen Gesteinsarten besteht, so kann hier verhältnismäßig wenig von hervorstechenden chemischen Charakteren die Rede sein. Der chemische Einfluß tritt am schärfsten nur an den salzhaltigen Böden

---

[1]) Flahaut 1893.

[2]) Adamović 1909.

[3]) Die hauptsächliche neue Litteratur: vergl. bei Woodhead 1906. — G. Kraus 1911.

der Küste hervor[1]), in den bei weiten häufigsten Fällen spielt der Feuchtigkeitsgehalt die Hauptrolle (vergl. Kap. 9). Temperatur, Beleuchtung, Luft, Niederschläge und Luftfeuchtigkeit, sowie die chemische Natur des Bodens können an bestimmten Stellen ganz gleichartig sein und doch kann die Vegetation völlig verschieden sein, wenn nur der eine Faktor, der Wassergehalt des Bodens, verschieden ist, also den entscheidenden Einfluß ausübt. Wenn wir weiter betrachten, daß die wichtigsten Eigenschaften des Bodens (Temperatur, Durchlüftung, Wassergehalt, Verdunstung usw.) im wesentlichen von seiner Struktur abhängen, dann erscheinen im allgemeinen die physikalischen Eigenschaften des Bodens als die wichtigsten, in erster Linie, weil sie auf den Wassergehalt wirken. Chemische Verschiedenheiten sind stets von physikalischen begleitet und chemische Eigentümlichkeiten können anscheinend physikalische ersetzen, aber die physikalischen dürften doch zunächst stärker entscheidend wirken. Es darf indessen nicht verkannt werden, daß der Nährstoffgehalt des Bodens gleicherweise von großer Wichtigkeit ist, wie besonders von Graebner und Nilsson[2]) betont wird. Doch selbst der Nährstoffgehalt resp. seine Verwertbarkeit für die Pflanzen (vergl. S. 103) hängt vom physikalischen Verhalten des Bodens, seiner Wasserkapazität, Absorptionsfähigkeit und vielleicht in erster Linie vom Luftgehalt ab.

Für den Artenreichtum einer Vegetation spielen die chemischen Verhältnisse insoweit eine Rolle, als der eine Boden durchweg an Nahrungsstoffen reicher ist, als der andere. Die Unterschiede der physikalischen Eigenschaften sind gleichfalls sehr wichtig. So führt Blytt[3]) an, daß die Flora bei Christiania auf dem losen und leicht verwitterten (also reichlich Nahrstoff liefernden) Tonglimmerschiefer besonders reich und abwechselnd, auf dem schwierig verwitternden Gneis jedoch immer sehr gleichförmig ist, obgleich diese Gesteinsarten chemisch sehr ähnlich sind. Eine Gegend mit großer Abwechslung in den Bodenverhältnissen wird immer einen weit größeren Artenreichtum darbieten, als eine andere mit gleichförmigem Boden.

Nach Kraus bringt besonders ein verschiedener Kalkgehalt eine verschiedenartige Struktur des Bodens und damit abweichende physikalische Verhältnisse mit sich, der Wassergehalt und die Temperatur des Bodens werden wesentlich geändert. Ein höherer Kalkgehalt verursacht auch eine höhere Temperatur und geringeren Wassergehalt, bei geringem Kalkgehalt wird der Boden feuchter und kälter. In Skandinavien spielt der Kalkgehalt des Bodens eine große Rolle für den Verlauf der Humus-

---

[1]) Warming 1894.

[2]) Graebner 1898, 1901, 1909/10 ff.; Nilsson 1902 b.

[3]) Blytt 1893.

bildung, indem Kalk die Bildung von neutralem Humus begünstigt. Viele mesophile Mullpflanzen kommen deshalb im Norden von Schweden nur auf Kalkboden vor[1]).

Aus demselben Fels können je nach der Art der Verwitterung und Ablagerung (aus der Abschlämmung usw.) sehr verschiedene Bodenarten entstehen; die chemischen und physikalischen Eigenschaften werden durch den Ursprungsfels bedingt.

Da die chemischen und physikalischen Faktoren in den einzelnen Böden gleichzeitig wirken und sich ergänzen oder widerstreben, so werden wir dadurch gehindert, ein sicheres Urteil über die Bedeutung und die Wirkungsrichtung jedes einzelnen abzugeben.

15. Kap. **Kampf der Arten untereinander**

Ein Faktor, der bei den Fragen nach der Verbreitung der Arten und der Bildung der Vereine nicht immer berücksichtigt worden ist und den nach Darwin namentlich Naegeli[2]) hervorgehoben hat, darf nicht vergessen werden: der Kampf der Arten untereinander. Eine wie kleine Rolle namentlich die chemischen Unterschiede des Bodens spielen, zeigen z. B. die botanischen Gärten mit ihren von den verschiedensten Böden stammenden Pflanzen, die hier in demselben Boden vorzüglich wachsen. Aber überläßt man sie sich selbst, so werden aus dem dann folgenden Kampfe nur einige wenige (meist einheimische) als Sieger hervorgehen. Die Pflanzen sind offenbar im allgemeinen gegen den Boden ziemlich gleichgültig, wenn man gewisse extreme chemische und physikalische Verhältnisse (z. B. großen Salzgehalt, großen Kalkreichtum, großen Wassergehalt) ausnimmt, — so lange sie keine Mitbewerber haben; nur einige wenige Pflanzen kann man vielleicht als in einer oder in anderer Hinsicht obligat ansehen; die allermeisten sind fakultativ, und ihr Vorkommen hängt von den Mitbewerbern ab. Treten solche auf, so beschränkt einer den andern und die Art geht als Sieger hervor, die die gegebenen Kombinationen von Boden, Licht, Klima usw. am besten ausnutzen kann. So ist die Kiefer *(Pinus silvestris)* nach Fliche in der ganzen Champagne an Kalkboden gebunden und fehlt auf nicht kalkhaltigem Boden; der Grund ist der, daß die Kiefer in der Champagne eine eingeführte Pflanze ist, für die das Klima, ohne schädlich zu sein, doch auch nicht günstig ist; auf dem nicht kalkhaltigen Boden, worauf sie anderswo vorzüglich gedeiht, unterliegt sie hier anderen Arten, und nur auf Kalkboden wird sie herrschend, ohne sich jedoch schön zu entwickeln. Wollte man sie daher kalkliebend nennen, so würde man

[1]) Andersson u. Birger 1912.
[2]) Naegeli 1865, 1872.

sich irren; sie wächst wie viele andere Waldbäume auf Boden der verschiedensten Art, bei uns am häufigsten auf Sandboden. Wenn wir in Dänemark die Eiche teils auf feuchtem und festem Tonboden, teils auf trockenem und magerem Sandboden finden, so ist der Grund dafür nicht, daß sie diese Bodenarten vorzugsweise liebt, sondern der, daß sie durch die Buche von den anderen verdrängt wird. Ähnlich geht es mit dem Heidekraute *(Calluna)* und vielen anderen Arten, z. B. *Anthemis cotula* und *arvensis*, *Carlina vulgaris* und *acaulis*, *Brunella vulgaris* und *grandiflora*, *Veronica teucrium* und *V. chamaedrys* usw.[1]). In den Alpen kämpfen z. B. nach Naegeli[2]) *Rhododendron ferrugineum* und *Rh. hirsutum*, sowie *Achillea moschata* und *A. atrata* (Kiesel- und Kalkpflanzen). Der dänische Forscher P. E. Müller[3]) hat mehrere Beispiele dafür beigebracht, daß die Waldbäume in den Gebirgen einander in derselben Weise beschränken; stattliche Hochwälder der Weißtanne z. B. grenzen plötzlich an stattliche Wälder einer anderen Art, ohne daß an den Grenzen von schlechtem Gedeihen die Rede ist. Auch Bonnier[4]) und andere kamen zu dem Ergebnis, daß die in einer Gegend durchaus an Kalk gebundenen Arten in einer anderen kalkfliehend sein und sich anderswo gegen den Boden gleichgültig verhalten können. In der Mitte ihres Verbreitungsgebietes ist eine Art im Nährboden oft nicht wählerisch; aber außerhalb jener Mitte wird sie von anderen Arten gezwungen, einen bestimmten zu wählen[5]).

Einige bemerkenswerte Beispiele dafür, daß sich Pflanzen in einer anderen Gegend als in ihrer eigentlichen Heimat mit großer Fülle entwickeln können, sind *Erigeron Canadensis*, *Galinsoga parviflora* (sogar aus dem tropischen Peru), *Oenothera biennis* und andere jetzt bei uns gemeine amerikanische Unkräuter; auch *Impatiens parviflora*, *Helodea Canadensis* wären hier zu erwähnen. Andererseits ist *Salsola kali*, unsere gemeine Strandpflanze, auf den Kornfeldern Nordamerikas das ärgste Unkraut geworden; sie setzt sich stellenweise in den fast ausschließlichen Besitz des Bodens[6]).

---

1) Ludwig 1895 S. 121; Pietsch.

2) Naegeli 1872.

3) P. E. Müller 1871, 1887.

4) Bonnier 1879.

5) Vergl. im übrigen Abschnitt 5.

6) Unter der neuen Litteratur über diesen Gegenstand vergl. besonders Cowles 1901; St. Lager 1895; Schimper 1898; Gillot 1894; Gain 1895; Ernst 1907; Woodhead 1906; Cambage 1907; Gadeceau 1903; Graebner 1909; 1910 a—c. Die ältere Litteratur bei Engler 1899, S. 164—66.

16. Kap. Die Wirkung einer leblosen Decke über der Vegetation

Die Wirkung einer leblosen Decke hängt unter anderem davon ab, wie lose oder fest sie ist; je loser, desto größer ist die Wirkung in folgenden Hinsichten:

1. Es wird Wasser eingesaugt, die Verdunstung herabgesetzt, die Bodenfeuchtigkeit erhöht.
2. Die Ausstrahlung wird herabgesetzt.
3. Die Schwankungen und die Gegensätze der Temperatur werden im ganzen vermindert.

Es kommen hier namentlich zwei Arten von Decken in Betracht, der Schnee und das gefallene Laub. Auch eine Stein- oder Kiesbedeckung des Bodens spielt eine große Rolle. Selbst in den trockensten Zeiten bewahrt der Boden in geringer Tiefe eine milde Feuchtigkeit, da durch die Steine die Verdunstung auf einen geringeren Grad herabgedrückt wird und namentlich die Feuchtigkeitsschwankungen stark verringert werden[1]).

Der Schnee

Es ist von alters her anerkannt, daß der Schnee die Vegetation in hohem Grade schützen kann. Daß Schnee das Erfrieren der Wintersaat verhindert, ist wohlbekannt. In den Hochalpen sollen Schneefälle im Sommer bisweilen die Pflanzen davor schützen, der trockenen Kälte und der Verdunstung ausgesetzt zu werden, die nach solchen Schneefällen oft eintreten. Jede Fläche in den Polarländern, von der die Stürme im Winter die Schneedecke wegfegen, hat eine andere Vegetation als die mit Schnee bedeckten Einsenkungen; auf den Tundren Lapplands z. B. siegt namentlich *Lecanora Tatarea*, während die Strauchflechten auf den mehr geschützten Stellen dicht und hoch wachsen können[2]). Die Verteilung der Schneedecke ist für die Verteilung ganzer, bestimmter Bestände entscheidend: einige werden auf Kosten anderer geschützt; die im Winter mit Schnee bedeckten Stellen sind im Sommer gewöhnlich an Arten und Individuen am reichsten. Die Schneedecke ist also oekologisch wichtig. Der Schnee umschließt die zahllosen Staubpartikelchen, die in der Atmosphäre schweben, und reinigt diese dadurch, auch sammelt er andere kleine organische oder anorganische Teilchen, die durch den Wind herangeweht werden. Sobald der Schnee schmilzt, werden alle diese Teilchen auf dem Erdboden abgelagert und dadurch wird dort ein äußerst feiner fruchtbarer Boden niedergeschlagen, der sich naturgemäß in den kleinen Furchen, Spalten oder Tälchen sammelt und einer ganz

[1]) Vergl. Graebner 1909.

[2]) Kihlman 1890. Vergl. auch Thore E. C. Fries 1913.

bestimmten charakteristischen Pflanzengesellschaft das Gedeihen ermöglicht. Diese Schneetälchenflora[1]) wird auch später erwähnt.

Die Schneedecke hat auch eine gestaltende Bedeutung. Einesteils kann hierher der Einfluß gerechnet werden, den große Schneelasten in den Hochalpen auf die Gestalten der Bäume und der Sträucher ausüben (vergl. namentlich die von *Pinus montana* gebildeten Krummholz- oder Legföhrengestrüppe), aber auch auf andere in Gestrüppform auftretende besonders immergrüne Bäume (wie *Juniperus*, Schneebruchfichten, *Alnus viridis*, dann auch *Fagus silvatica* u. a.; Birkengestrüppe in Südgrönland), indem die Stämme zum Boden niedergedrückt werden und auf Abhängen niederliegen[2]). Andernteils sei darauf hingewiesen, daß Birke, *Juniperus* und *Picea excelsa* in Lappland Gestrüppe bilden[3]), die dadurch auftreten, daß alle aus der Schneedecke herausragenden Zweige regelmäßig absterben und daß die Individuen niedrige, tisch- oder schirmförmige Kronen erhalten (Fig. 46 *A*).

Die Gründe für diese Bedeutung der Schneedecke sind folgende.

Erstens spielen die **Wärmeverhältnisse des Schnees** eine Rolle, aber kaum die größte. Schnee erscheint weiß, weil die Zwischenräume zwischen den Kristallen mit Luft angefüllt sind, und weil diese Zwischenräume oft einen sehr großen Bruchteil des gefallenen Schnees ausmachen, so ist es gerade der Luftgehalt, der den Schnee zum schlechten Wärmeleiter macht. Ganz gewiß hält der Schnee wegen seiner sehr geringen Wärmeleitungsfähigkeit den Boden wärmer, und je tiefer man im Schnee hinabgeht, desto weniger kalt ist er, so daß der unter tiefem Schnee liegende Boden geringerer Kälte ausgesetzt ist, als der nackte Boden. Aber dieses reicht doch nicht hin, um die vorgefundenen Tatsachen zu erklären[4]). Daß die Wärmeschwankungen vermindert werden, daß die Pflanzen nicht dem Wechsel zwischen der Hitze des Tages und der Kälte der Nacht ausgesetzt werden, kann auch nicht so große Bedeutung haben; der Schnee wird namentlich gegen ein zu plötzliches Auftauen schützen, das ja gefährlich werden kann (S. 34). Diesen plötzlichen Wärmeschwankungen dürfte es zuzuschreiben sein, daß oft Pflanzen dicht über der stark reflektierenden Fläche des Schnees auf der Südseite Frostschaden erleiden, während die in dem Schnee steckenden, wie die in die Luft ragenden Teile unversehrt bleiben.

Kihlman hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Bäume an der polaren Baumgrenze gewöhnlich erst in einer gewissen, nicht unbedeuten-

---

[1]) Vergl. Schröter 1904—1908; Rübel 1912; Vahl 1913.

[2]) Kerner 1863 S. 512; Rosenvinge 1889; Schröter 1904—1908 S. 663; Szabó 1907.

[3]) Kihlman 1890; Thore E. C. Fries; vergl. auch Vestergren 1902. Siehe Abbildungen bei Kihlman und Fries.

[4]) Kjellman 1884.

den Höhe, z. B. 1,5 m über der Schneedecke, sich zu verzweigen beginnen, und er erklärt das dadurch (?), daß die Schneemassen die untere Luft stark abkühlen, und erst in einer gewissen Höhe über ihnen ist die Luftwärme hinreichend für die Bäume, daß sie ihre Zweige entwickeln können. Th. C. E. Fries hat dieses schematisch abgebildet (Fig. 46 *B*).

Viel wichtiger ist die Bedeutung des Schnees für den **Wassergehalt der Pflanzen.**

Der Schnee schützt gegen Verdunstung. Hierin muß der Grund für die Erhaltung vieler Arten während des Winters und ferner der für das von Kihlman u. a. erwähnte Absterben von Zweigen, die den Schnee überragen, gesucht werden. Nicht die niedrigen Wärmegrade töten diese Zweige, sondern die in den Polarländern herrschende große Lufttrockenheit und die heftigen Stürme, die die Verdunstung steigern. Zweige und ganze Pflanzen verwelken durch Austrocknung[1]).

Als Windschutz spielt der Schnee eine sehr wesentliche Rolle. Einige Arten sind „windhart", d. h. unempfindlich gegen die austrocknende Wirkung der Winde, in den Alpen nach J. Braun z. B. *Loiseleuria procumbens*, *Androsaces Helveticum*, *Saxifraga caesia* und *S. retusa;* andere dagegen sind sehr empfindlich. Gegen Winderosion schützt der Schnee; sie findet fast nur an im Winter schneefreien Stellen statt.

Durch den Tod vieler Zweige und durch das Auftreten neuer an abnormen Stellen werden die abweichenden, teilweise verbogenen und gekrümmten Gestalten hervorgerufen (vergl. Kap. 5).

Es sind gleichfalls die Wasserverhältnisse, die auf die topographische Verteilung der Arten einwirken, nämlich die durch die ungleiche Verteilung der Schneedecke hervorgerufene ungleiche Verteilung des Wassers im Boden. Die mit Schnee erfüllten Einsenkungen halten sich länger feucht als die höheren und schneefreien Stellen, vielleicht sogar durch die ganze Vegetationszeit.

Die Schneedecke erhält durch ihre Dicke an vielen Orten z. B. in den Steppen von Rußland und Nordamerika, als Wasseransammlung Bedeutung; je nach der reicheren oder der geringeren Versorgung des Bodens wird die Vegetation der folgenden Vegetationszeit reicher oder spärlicher. Der Schnee schützt auch gegen die besonders durch den Barfrost verursachten großen Volumenveränderungen der gefrorenen Erde, wodurch die Pflanzen losgerissen und aus der Erde gehoben werden, so daß die jungen Pflanzen im Frühjahr mit den Wurzeln auf dem Erdboden freiliegen[2]).

Wenn eine Schneedecke in gewissen Fällen eine schädliche Wirkung hat, z. B in Einsenkungen der Felder eine solche auf die dichte und

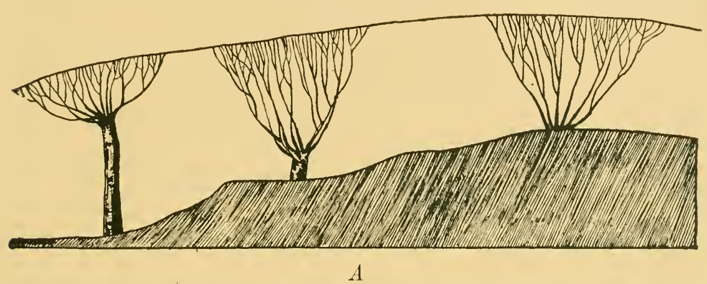
---

[1]) Kihlman 1890; Schimper.

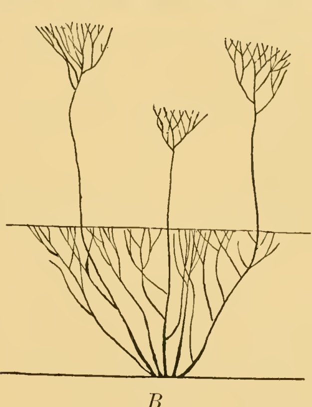
[2]) Sorauer 1909.

üppige Wintersaat, so ist der Grund vielleicht der, daß diese erstickt, indem der Luftzutritt erschwert wird.

Ferner erhält die Schneedecke für angrenzende Abhänge dadurch Bedeutung, daß das schmelzende Schneewasser sie benetzt. In Grönland können, wie S. 92 erwähnt, die Nordabhänge einer Gebirgskette im Sommer frisch und üppig grün (namentlich moosreich) sein, während



A



B

Fig. 46. Tischbirken; Zusammenhang zwischen Wuchsform und Schneedecke, Bäume an der polaren Baumgrenze. *A*. Über der Schneedecke absterbend, *B*. sich über der Schneedecke büschelförmig verzweigend. Die Linien bezeichnen die Schneehöhe im Winter. (Nach Fries; vergl. S. 130.)

die Südabhänge gleichzeitig trocken und verbrannt dastehen, weil die Nordabhänge unter anderem von dem langsam schmelzenden Schnee lange benetzt werden, während dieser von den Südabhängen schnell verschwindet[1]).

Eine Schneedecke verkürzt die Vegetationszeit, indem sie den Boden abkühlt und die Pflanzen hindert, so früh zum Leben zu

[1]) Warming 1887.

erwachen, wie auf den schneefreien Stellen. Auch dieses greift in die Haushaltung und die Verteilung der Arten tief ein; gewisse Arten erhalten an den Stellen, wo sich der Schnee zu lagern pflegt, eine zu kurze Vegetationszeit oder einen zu kalten Boden und werden von diesen Stellen ausgeschlossen; andere Arten werden hierdurch gerade begünstigt. Blytt teilt z. B. mit, daß rings um die Schneeansammlungen der norwegischen Gebirge, die zwar jeden Sommer etwas einschmelzen, aber kaum jemals ganz schwinden, die Flora wegen der kurzen Vegetationszeit hochalpin ist und eigentlich zu einer größeren Höhe über dem Meere paßt, als jene Stellen sie haben. Selbst an Orten, wo der Schnee nur in besonders warmen Sommern schmilzt, kann man Vegetation finden. Diese muß mehrere Jahre unter dem Schnee geruht haben, bevor sie wieder erwachte. Selbstverständlich gibt es viele Stellen, wo der Schnee so lange liegen bleibt, daß jede Vegetation überhaupt unmöglich gemacht wird.

Man sieht leicht, daß die orographischen und die anderen Verhältnisse, die auf das Schmelzen der Schneedecke einwirken (die Neigung und die Neigungsrichtung des Bodens, die Beschaffenheit der Winde, die Wärmekapazität des Bodens selbst usw.) dadurch pflanzengeographische Bedeutung erhalten.

Der Verlauf der Baumgrenze kann sehr verschiedene Ursachen haben, so z. B. die Tätigkeit des Menschen, der Eintritt strenger Kälte die den betreffenden Bäumen das Reifen der Samen nicht mehr gestattet, besonders aber die Wirkung der kalten austrocknenden und damit tötenden Winterwinde bei gefrorenem Boden, schließlich kann die Baumgrenze aber auch von der Verteilung der Schneedecke abhängen[1]).

Tote Pflanzendecken

Die andere Art Decke ist das alte zu Boden gefallene Laub oder die alte verwelkte Grasdecke. Gefallenes Laub treffen wir besonders in den Wäldern (nicht nur in den das Laub jährlich gänzlich wechselnden, sondern auch in den immergrünen), eine verwelkte Grasdecke auf vielen dichten Weiden, Wiesen, Steppen und Savannen.

Diese Decken müssen eine ähnliche physikalische Wirkung wie der Schnee haben, den Boden wärmer machen, die Wärmeextreme vermindern, den Boden feuchter halten usw.; manche Pflanze hält auf dem Waldboden ohne eine solchen Schutz gegen Austrocknung kaum aus (von Schutz gegen Kälte ist hier oft noch weniger die Rede als beim Schnee[2]).

---

[1]) Über die physiologische Bedeutung des Schnees vergl. weiter Wöeikoff 1887, 1889.

[2]) Wegen der Eigenschaften der verschiedenen Waldbodendecken sei hier z. B. auf Ramann 1890, 1893, 1905, 1911 verwiesen.

Die Laubdecke wirkt auf die Humusbildung im Boden in hohem Grade ein, verbessert diesen dadurch und erhält auch für das Tierleben im Waldboden eine große Bedeutung: sie bewahrt die Feuchtigkeit und verschafft den Tieren des Waldbodens, unter denen die Regenwürmer die wichtigsten zu sein scheinen, Nahrung (vergl. 32. Kap.). Eines wie das andere hindert den Waldboden, aus Humus in Rohhumus überzugehen, und verhindert alle Veränderungen in der Bodendecke, die hiermit gleichzeitig einhergehen und in die Haushaltung des ganzen Waldes mächtig eingreifen würden[1]).

In diesem Zusammenhange sei der Nutzen erwähnt, den gewisse andere Pflanzen, namentlich Polar- und Hochgebirgspflanzen, von ihren alten, abgestorbenen Teilen haben.

Es ist eine längst wohlbekannte, schon auf S. 37 f. erwähnte Sache, daß die alten toten Blätter oft auf den Zweigen der subglacialen Pflanzen in großer Menge sitzen bleiben, sie dadurch in dichte Decken einhüllen, deren Dichtigkeit ferner durch die Bildung gedrängter, kurzer Zweige vermehrt wird. Dieses ist offenbar eine Folge davon, daß die Auflösungs- und die Verwesungsprozesse in dem polaren Klima äußerst langsam vor sich gehen (Bakterien und besonders Pilze gedeihen schlecht), und hat für die Pflanzen den Nutzen, daß ihre Transpiration erschwert wird. Die Natur hüllt die Pflanzen ein, wie der Gärtner seine empfindlichen Gewächse.

Gewisse auf trockenem Felsboden und an ähnlichen trockenen Orten wachsende Arten werden ebenso von alten Zweig- und Blattresten eingehüllt; hier verhindert der Mangel an Feuchtigkeit, nicht der an Wärme, die Auflösungsprozesse durch Pilze und Bakterien. Ob jene Pflanzen davon einen Nutzen haben, läßt sich noch nicht im allgemeinen sagen, ist aber wahrscheinlich. Teils kann man meinen, daß diese alten Pflanzenteile gegen Verdunstung schützen, daß sie als Wasser saugende und festhaltende Organe dienen. Hierbei sei auf die Tunikagräser[2]), auf die Blattscheidenhüllen von *Velloziaceae* sowie auf die Wurzelhüllen von *Dicksonia* und einzelner anderen Farne hingewiesen[3]).

17. Kap. **Die Wirkungen einer lebenden Pflanzendecke auf den Boden.**

Jede Pflanzendecke wirkt auf die physikalischen Verhältnisse des Bodens ein, desto mehr, je dichter und höher sie ist, je länger sie lebt. Am meisten wirken daher die Wälder ein; deshalb ist die Waldboden-

---

[1]) Vergl. P. E. Müller 1878, 1894; Ramann a. a. O.; Graebner 1895, 1904, 1909—10.

[2]) Hackel 1890; Warming 1892.

[3]) Warming 1893; vergl. auch Kapitel 25.

vegetation ganz anderen physikalischen Verhältnissen unterworfen als die Pflanzen des Hochwaldes selbst.

Die Wirkungen gehen teilweise in derselben Richtung wie die der toten Decken.

1. **Die Wärmeverhältnisse im Boden werden verändert.**

Die Pflanzendecke verringert die Ausstrahlung und ferner die Wirkung der Sonnenwärme. Die Wärmeschwankungen werden daher weniger stark, sowohl die täglichen als die jährlichen. Nackter Boden ist am Tage wärmer, nachts kälter als bewachsener; nackter Boden ist im Sommer gleichfalls wärmer, im Winter kälter als bewachsener. Aber die Mitteltemperatur des bewachsenen Bodens kann niedriger werden, als beim nackten Boden, im Walde jedenfalls 1—2°. Nach Ebermayer ist die Wärme in der Oberfläche des Waldbodens selten höher als 25° C. Die Amplituden des Jahres nehmen in folgender Reihenfolge ab: bei Luft, nacktem Boden, Moosdecken, Buchenwäldern, Fichtenwäldern. In den Wäldern trägt natürlich die tote Decke zur Erhöhung der Wirkungen bei.

2. **Der Wassergehalt des Bodens wird beeinflußt.**

Ein Teil der Niederschläge geht dem Boden verloren, indem er sich auf den Pflanzen absetzt und verdunstet; besonders gilt dieses von den schwächeren Niederschlägen. In Wäldern gehen etwa 15% der Niederschläge verloren, in Nadelwäldern mehr als in Laubwäldern. Es wird jedoch das Vermögen des Bodens, die Feuchtigkeit festzuhalten, erhöht, er ist gegen Verdunstung besser geschützt, der Schnee schmilzt langsamer, und das Schneewasser wird vom Boden in höherem Grade aufgenommen.

Anderseits wirkt die Pflanzendecke auf die Schichten des Bodens, in denen die Wurzeln sich ausbreiten, austrocknend ein, desto stärker, je dichter sie ist, weil die Pflanzen aus dem Boden Wasser aufnehmen und durch Transpiration entweichen lassen. Im Walde werden die tieferen Bodenschichten von der Austrocknung durch die Bäume selbst beeinflußt, während auf der Oberfläche die Baumdecke schützend wirkt.

3. **Der bewachsene Boden wird im allgemeinen weniger fest als nackter.**

Weil der Regen nicht zu starker mechanischer Einwirkung kommen kann; auch die Tiere (Regenwürmer) spielen hierbei mehr mittelbar eine Rolle.

4. **Die Beleuchtung wird auf dem von Pflanzen bedeckten Boden gedämpft.**

5. Endlich kann angeführt werden, daß die **Luft unter der Pflanzendecke,** besonders im Walde, verändert wird; sie wird kühler und feuchter. Der W i n d kann selbstverständlich viel weniger wirken.

6. Auch die **Luft über bewachsenem Boden,** besonders über Wäldern, wird kühler, was eine stärkere Taubildung, reichlicheren Nebel und Regen veranlaßt. Der Einfluß des Waldes auf das Klima ist oft behandelt worden; er geht in zwei Richtungen, teils vermehrt er die Niederschläge in gewissen Gegenden (in Ebenen jedoch gewiß nicht oder sehr unbedeutend; Untersuchungen in Dänemark und desgleichen in Schweden und Norwegen haben keine nennenswerte Vermehrung nachgewiesen), teils hindert er das gefallene Wasser, schnell wegzufließen, den Pflanzen verloren zu gehen und Überschwemmungen zu verursachen.

7. **Die Moosdecke** muß besonders erwähnt werden, weil sie namentlich auf den Wassergehalt des Bodens etwas anders als eine andere Pflanzendecke wirkt.

Es besteht ein Unterschied nach der Art der Moosdecke: Einige Moose (*Hypnum* und Verwandte) bilden 5—6 cm dicke, dichte, auf dem Boden lose liegende Polster; die Stengel anderer Moose sind in einen Filz von Rhizoiden eingehüllt, ihre Vorkeime und Rhizoiden durchweben den Boden mit einem sehr dichten Filz und befördern das Entstehen von Rohhumus (*Polytrichum, Dicranum*). Die Moose müssen daher auf den Boden verschieden einwirken. Aber im ganzen gilt nach Oltmanns[1]) folgendes:

a) Der Moosteppich wirkt wie ein Schwamm. Die dichten, niedrigen Teppiche mit den zahllosen Kapillarräumen zwischen Blättern und Rhizoiden nehmen kapillar und durch die Oberfläche Wasser auf, aber durch Aufsaugen aus dem Boden und durch inneren Transport gar nicht oder sehr wenig (der anatomische Bau ist der Ausdruck hiervon)[2]). Daher schlucken und verdunsten die lebenden und die toten Moosteppiche ungefähr gleichviel Wasser.

Die oft als Wurzeln angesprochenen Rhizoiden der Moose dienen im wesentlichen als Fixierungsorgane. Dort, wo sie am stärksten in Anspruch genommen werden, sind sie auch am kräftigsten entwickelt[3]).

b) Moosteppiche trocknen den Boden nicht aus. Da die Moose, besonders die lose liegenden Polster, aus dem Boden nicht viel Wasser aufnehmen, trocknen sie den Boden weniger aus, als eine andere Vegetation und schützen den trocknen, sich leicht erwärmenden Boden gegen Austrocknung. Die Verdunstung geht zwar aus einer Moosdecke rascher vor sich als aus einer toten Decke, aber die Moosdecken halten den Boden im ganzen feucht und kalt, und auf nassem und beschattetem Boden rufen sie leicht Versumpfung hervor.

---

[1]) Oltmanns 1885.

[2]) Haberlandt 1904: Abschnitt 7.

[3]) Über die Biologie der Rhizoiden vergl. besonders Paul 1902.

8. Auch auf die **chemischen Verhältnisse des Bodens** wird eine Pflanzendecke einwirken können, indem verschiedene Vegetationen in den Nahrungsinhalt des Bodens und das Absorptionsvermögen in verschiedener Weise eingreifen, ihm verschiedene anorganische Stoffe wegnehmen und ihn mit organischen bereichern. Fruchtwechsel und Düngung werden für den Landwirt eine Notwendigkeit, weil er bei jeder Ernte beständig gewisse Mengen der Nahrungsstoffe des Bodens wegführt. Der Forstwirt tut dieses gleichfalls, wenn auch wohl in geringerem Grade, Düngung im Walde wird meist nicht angewandt, dürfte aber, je länger die Forstkultur dauert, immer notwendiger werden. Der Wind führt jedoch aus vielen Wäldern Laub fort und ruft dadurch große Boden- und Vegetationsveränderungen hervor. Wenn man den Grund zu dem bekannten Wechsel der Waldvegetation, der in Dänemark in Jahrtausenden vor sich gegangen ist, in einer Art Wechselwirtschaft der Natur hat suchen wollen, indem jede Waldbaumart den Boden aussaugen und dadurch einerseits zu fortgesetztem Wachstum für sich selbst weniger passend machen sollte, andrerseits ihn für andere Arten zubereiten sollte, so scheint dieses nur bis zu einem gewissen Grade richtig zu sein. Sicher ist, daß neben der alljährlichen Auslaugung durch die Niederschläge durch das Abfahren des Holzes dem Boden einige der nötigsten Pflanzennährstoffe (z. B. Kali) entzogen werden, daß daher eine allmähliche Verarmung des Bodens an diesen Stoffen eintritt. Daher werden öfter anspruchslosere Arten (Kiefern) den anspruchsvolleren mit stärkerer Stoffproduktion (Buche, Eiche) folgen[1]). Bei der Einwanderung der Baumarten nach der Eiszeit ist dagegen entsprechend der allmählichen Veränderung des Klimas und der Wanderfähigkeit der einzelnen Arten meist eine umgekehrte Folge zu beobachten[2]).

18. Kap. Die Tätigkeit der Tiere und der Pflanzen im Boden

Zwischen dem Pflanzen- und dem Tierleben eines Standortes besteht ein inniges und verwickeltes Wechselverhältnis, das sich in verschiedener Weise ausdrückt und für spätere Studien die interessantesten biologischen Ergebnisse verspricht. Hier sollen nur zwei Seiten hervorgehoben werden.

Tätigkeit der Tiere

Der Boden wird von vielen Tierarten durchwühlt, der Landboden besonders von Regenwürmern, Insekten und Insektenlarven, Tausendfüßen, Kellerasseln, Ameisen[3]) u. a., auch von Tieren, die jenen nach-

---

[1]) Hausrath 1900; Graebner 1901; 1912.

[2]) Vergl. Andersson 1903; Graebner 1912.

[3]) Vergl. auch Ule 1900.

stellen, z. B. von Maulwürfen, der Meeresboden von kleinen Krustaceen, Röhrenwürmern (*Sedentaria* oder *Tubicolae*) u. a.

Erdboden. Die oberste Schicht von Wald- und Ackerboden besteht gewöhnlich aus einem innigen Gemische von mineralischen Teilen, von Tierresten und von Resten der früheren Vegetationen, wie Blättern, Zweigstückchen, Fruchtresten, Samen usw., die sich in verschiedenen Graden der Zersetzung und der Bearbeitung durch die Tiere befinden.

Der Landboden, der an Tieren reich ist, ist auch für Vegetation günstig, gerade weil er an Humusstoffen reich ist (vergl. S. 113 ff.); und fehlt das Tierleben, so ist die Vegetation gewöhnlich niedrig und gedrückt. Die Tiere wirken auf den Boden und dadurch auf die Vegetation besonders auf viererlei Art ein:

1. Sie zerkleinern die Pflanzenreste mit ihren Mundteilen oder, wie die Regenwürmer, in ihrem Magen mit Hilfe der verschluckten Steinchen,
2. sie vermischen in ihren Eingeweiden ihre Nahrung mit mineralischen Teilen des Bodens, d. h. sie befördern die Humusbildung, indem sie einen fein gemischten Boden bilden,
3. sie vergraben im Boden Pflanzenteile,
4. sie machen den Boden durch die von ihnen gebildeten Röhren und Gänge poröser und mehr durchlüftet (der Boden wird „mürbe“ oder „gar“)[1], und die abgelagerten Exkremente dienen auch dazu, den Boden krümelig und porös zu machen; die Tiere sorgen dadurch für Drainage.

Namentlich spielen die Regenwürmer im Landboden eine Rolle. In Dänemark sind namentlich die beiden großen Arten *Lumbricus terrester* und *rubellus*, außerdem *L. purpureus*, *Allolobophora turgida* und *Euchytreus*-Arten bedeutungsvoll. Sie bilden Gänge, die senkrecht, bis 2 m und tiefer in den Boden hinabgehen und wodurch die Wurzeln tief in die Erde hinabgelangen können. Die Gänge werden mit Pflanzennahrungsstoffen (Blattresten und Exkrementen) ausgefüllt. Fünf andere Arten leben in der Ackerkrume. Bisweilen sind sie in so großen Mengen vorhanden, daß 400 000 Individuen auf einem Hektar Land vorkommen.

Nachts und bei feuchtem, dunklem Wetter kommen sie aus ihren Gängen hervor und lagern ihre Exkremente in krümeligen Häufchen oben auf dem Boden ab. Sie zerkleinern die Pflanzenreste, bearbeiten sie mechanisch nnd vermischen sie innig mit den mineralischen Teilen, die sie auch verschluckten. Dazu kommt, daß ihre alkalischen Verdauungsflüssigkeiten die Humussäuren des Bodens neutralisieren. Schatten,

[1]) Der Begriff der „Bodengare“ darf nicht auf einen künstlich gelockerten Boden, dem die die Lockerheit dauernd erhaltende Tätigkeit der Tiere fehlt, übertragen werden.

Schutz vor dem Winde und feuchte Luft befördern das reiche Tierleben des Bodens; Schatten und Schutz vor dem Winde sind daher auch für die Vegetation mittelbar von Bedeutung. Wenn ein Waldboden der Sonne ausgesetzt wird und der Wind das Laub wegfegt, so verschwinden die Regenwürmer, der Boden wird trocken und hart, die Vegetation gehemmt. In saurem Boden, in Sümpfen, auf Heiden und Dünen fehlen die Regenwürmer. Von ihrer Anwesenheit oder ihrem Mangel hängt das Vorkommen von Humus- und Rohhumusboden in unseren Wäldern und Heiden ab, oder umgekehrt verschwinden sie bei Bildung von Rohhumus und Bodensäuren. Selbst auf den Wuchs der Rhizompflanzen in den Wäldern wirken sie ein[1]); ihr Auftreten oder ihr Mangel ruft eine Reihe Variationen in der Art des Bodens hervor, denen eine Reihe Variationen in der Pflanzendecke entsprechen[2]).

Als ein anderes Beispiel dafür, wie die Tiere auf die Vegetation einwirken können, sei darauf hingewiesen, daß Maulwurfshaufen und Ameisenhaufen sehr oft eine etwas andere Vegetation tragen als der umgebende Boden[3]).

Meeresboden. Eine ähnliche, jedoch offenbar durchaus nicht so bedeutende Rolle, wie sie die Regenwürmer in dem Pflanzenleben des Landbodens spielen, haben die *Arenicola*-Arten und *Corophium crassicorne* teils in der *Zostera*-Vegetation an nordeuropäischen Küsten, teils außerhalb dieser[4]).

Tätigkeit der Pflanzen

Eine weit wichtigere Rolle als die Tiere spielen jedoch sicher die saprophilen Pflanzen des Bodens, nämlich Pilze und Bakterien.

Pilze im Boden. Gewiß in jedem humusreichen Boden leben Pilzmycelien; der Waldboden legt im Herbste durch seinen Reichtum an Basidiomyceten dafür Zeugnis ab, in welchem Grade er von jenen durchwebt ist. Aber selbst wenn keine oder nur wenige Pilze zur oberirdischen Entwicklung kommen, kann die mikroskopische Untersuchung sie gewiß in jedem humusreichen Boden nachweisen, selbst in saurem Heidetorf; Fäden von *Cladosporium humifaciens* u. a. treten hier auf, wie auch die Wurzeln von *Calluna* u. a. ebenso wie die meisten Waldbäume und ein Teil der auf Humus lebenden mehrjährigen Kräuter Mykorrhizen haben[5]). Saccharomyceten überwintern im Boden[6]).

---

[1]) P. E. Müller 1894.

[2]) Über die Naturgeschichte der Regenwürmer vergl. bes. C. Darwin 1881, P. E. Müller 1878, V. Hensen, Wollny; über die tropischen C. Keller 1887.

[3]) Buchenau 1876; Warming 1894, 1906; P. E. Müller 1894.

[4]) Rosenvinge 1889—90; vergl. Warming 1906; betr. *Corophium* vergl. Warming und Wesenberg-Lund 1904; Warming 1906.

[5]) Vergl. auch Kapitel 32.

[6]) E. C. Hansen 1881 und später.

Noch wichtiger sind die Bakterien[1]). Sie finden sich sozusagen in jedem Boden und in jedem Wasser, in den Landböden, in den verschiedensten Schlammbildungen, in Salz- wie in Süßwasser. In den obersten Bodenschichten, besonders rings um bewohnte Stellen, sind sie in Millionen und aber Millionen vorhanden; ihre Anzahl nimmt in dem bewachsenen Boden ungefähr bis $^1/_2$—$^3/_4$ m Tiefe zu, sinkt darauf sehr rasch, und etwa von 5—6 m Tiefe an finden sich in der Regel keine mehr: der Boden hat sie aus dem hinabsickernden Wasser abfiltriert. Versuche von Adametz ergaben[2]) folgende Zahlen. Es fanden sich:

in 1 g Sandboden an der Oberfläche . . .	380 000	Individuen
„ 1 g „ in 20—25 cm Tiefe . .	460 000	„
„ 1 g Tonboden an der Oberfläche . . .	500 000	„
„ 1 g „ in 20—25 cm Tiefe . . .	464 000	„

Andere haben in 1 g Boden etwa bis eine Million Bakterien gefunden. Die Menge muß natürlich von verschiedenen Verhältnissen abhängen.

Die Artenanzahl ist wahrscheinlich außerordentlich groß, und von einigen Bakterien weiß man sicher, daß sie in der Naturgeschichte des Bodens eine bedeutende Rolle spielen. Einige sind aërob, andere anaërob. Es kommen nicht nur gewöhnliche Fäulnisbakterien vor, wovon viele für die Zusammensetzung der Bodenluft von größter Bedeutung sind, sondern auch Krankheiten erregende Bakterien (z. B. *Bacillus tetani*, der den Starrkrampf hervorruft) und Arten, namentlich Salpeterbakterien, die im Boden wichtige chemische Verbindungen bilden. Schlösing und Müntz haben zuerst nachgewiesen, daß die Salpeterbildung im Boden durch Mikroorganismen verursacht wird, weil stickstoffhaltiger Boden, worin dieser Prozeß vor sich gehen kann, die Fähigkeit dazu verliert, wenn er auf 110° erwärmt wird, sie aber wiedererhält, wenn nicht sterilisierter Boden ihm beigemischt wird, und weil Chloroform dem Prozeß augenblicklich Einhalt tut.

Winogradsky war der erste, der diese Organismen, deren es mehrere Arten zu geben scheint, isolierte. Sie lieben einen durchlüfteten, mäßig feuchten, stickstoffhaltigen alkalischen Boden von 10—45° C. Nach Müntz spielen die Salpeterbakterien bei der Verwitterung der Gesteinsarten eine wichtige Rolle, indem sie in die feinsten Poren hinabdringen und ihre chemische Wirksamkeit ausüben[3]).

Niklewski[4]) fand in verschiedenen Bodenarten, im Teich- oder Schleusenschlamm, Gartenerde, Heideerde, Lauberde usw. aus verschie-

---

[1]) Über Bodenbakterien vergl. auch Kolkwitz 1899; E. Heine 1910.

[2]) Nach Sacchse 1888.

[3]) Vergl. auch Schröter 1904—8, S. 558.

[4]) Niklewski 1907.

denen Teilen Europas ein Stäbchenbakterium (*Bacterium oligocarbophilum*), welches die Eigenschaft besitzt, Wasserstoff zu oxydieren. Im besten Falle wurden 0,13 ccm Knallgas in 1 Stunde pro 1 qcm in der von dem Bakterium gebildeten Kahmhaut kondensiert. Dieses Bakterium spielt danach sicher bei der Sauerstoffabnahme in manchen Böden eine Rolle.

Manche Bakterien haben die Fähigkeit, den freien Stickstoff der Luft zu speichern und dadurch den Boden an diesem wertvollen Stoff anzureichern, so z. B. die Knöllchenbakterien der Leguminosenwurzeln[1]. — Ob auch Mykorrhizenpflanzen, wie z. B. *Pinus montana*[2], diese Fähigkeit besitzen, ist nicht sicher erwiesen.

Einen Boden mit freien Säuren (Humussäuren) lieben die meisten Bakterien nicht; daher gibt es in Torf und ähnlichem Boden meist wenige. Dachnowski hat doch gefunden, daß viele Bakterien in Sumpfmooren vorkommen, welche Toxine produzieren, die für die Pflanzen giftig sind; die Wurzeln werden dann schwieriger Wasser aufnehmen, und die Transpiration muß durch xeromorphe Einrichtungen vermindert werden.

19. Kap. Einige orographische und andere Faktoren

Die verschiedenen Faktoren, die im vorhergehenden behandelt sind, finden sich in der Natur auf so verschiedene Weise und in einer solchen Menge von Abstufungen vereinigt, daß in der Beschaffenheit der Standorte und in den Verschiedenheiten der Vegetation die reichste Mannigfaltigkeit entsteht. Aber Mannigfaltigkeit und Abwechselung werden ferner durch die Modifikationen vermehrt, die durch gewisse geographische, zunächst durch orographische Faktoren bewirkt werden. Zu ihnen gehören namentlich die Richtung der Gebirgsketten und der Täler, die Höhe der Gebirgsketten, die Steilheit und die Neigungsrichtung der Abhänge usw.

Die Richtung und die Höhe der Gebirgsketten haben die allergrößte klimatische Bedeutung: sie lenken die Winde in bestimmten Richtungen ab, rufen Föhne hervor (vergl. 5. Kap.), fangen die Feuchtigkeit der Winde auf bestimmten Seiten auf und verdichten die Wasserdämpfe in den höheren Stufen zu Wolken und Regen, weshalb es auf gewissen Seiten oder von einer gewissen Höhe über dem Meere ab in der Nebelregion üppige Wälder geben kann, während es auf anderen Seiten oder darunter sowohl wie darüber äußerst trocken sein kann. Auf hohen Gebirgen stehen die Stufen in wechselseitiger Beziehung mit der Verteilung der Regenmenge. Oft kann man drei Höhenstufen beobachten: eine niedrigere mit spärlichem Regenfall; eine mittlere, die

[1] Über die Stickstoffbakterien vergl. auch Bredemann 1908; Pfeiffer 1902. Über die Biologie der Leguminosenbakterien vergl. auch K. Fuhrmann 1907.

[2] Vergl. P. E. Müller 1903.

Nebel- oder Wolkenregion, mit viel Nebel und Regen, und daher mit Wald bedeckt; eine obere trockene, die sich über die Nebel erhebt (so z. B. im Tianschan, auf Madera, Teneriffa).

Der III. Internationale Botan. Kongreß 1910[1]) hat für die Verbreitungsangaben folgende einheitlichen Bezeichnungen vorgeschlagen:

Zonen, die großen Wärmegürtel der Erde.

Stufe (Höhenstufe, Tiefenstufe [vergl. Engler]), die Gliederung der Vegetation in Gebirgen und in Gewässern, soweit sie gürtelförmig abgestuft ist. An den Ufern an Gewässern, nach der Höhe über dem Grundwasserstande (franz.: Etage; engl.: Belt).

Gürtel, die ringförmige Anordnung einer Formation.

Region, das allmähliche horizontale Aufsteigen (s. oben).

Die Küstengebirge Brasiliens sind regnerisch und bewaldet; aber das Innere ist trocken (die „Campos", Steppe, Savanne), weil die Feuchtigkeit des Passates verdichtet und abgesetzt ist, bevor sie dahin gelangt. Ebenso ist in Südafrika die Küste feucht, die Karroo trocken; und die niedrigeren westindischen Inseln sind trocken und regenarm, während die höheren große Niederschläge und üppigere Vegetation haben. Selbst im kleinen können sich die Oberflächenverhältnisse geltend machen; z. B. führt Blytt[2]) an, daß steile, nach Süden gewandte Felsenwände der betreffenden Vegetation andere Wärmeverhältnisse darbieten. Unter den hohen Felsenwänden findet sich bei Christiania eine Vegetation, die reich und abwechselnd ist und namentlich mehrere südliche Arten enthält, weil hier an Sonnentagen eine brennende Hitze herrscht. Gunnar Andersson und Selim Birger haben eingehend die floristischen Eigentümlichkeiten der südexponierten Bergseiten im nördlichen Schweden besprochen; Relikte von der wärmeren postglacialen Zeit finden sich hier[3]).

Von der Steilheit der Abhänge (von dem Neigungswinkel gegen den Horizont) hängt es ab, ob die Produkte der Verwitterung und der Humusbildung liegen bleiben können oder hinabgespült werden, wie schnell das Wasser von der Oberfläche wegströmt, wie sehr also diese durchnäßt wird, wie dicht und wie hoch eine Vegetation wird, und endlich wie stark die Sonnenstrahlen den Boden erwärmen können (vergl. Kap. 10).

Von der Neigungsrichtung (Exposition) der Abhänge hängt es wesentlich ab, welche Vereine zur Entwicklung kommen. Die von Sonne, Regen und Wind getroffenen Abhänge tragen eine ganz andere

[1]) Vergl. dort I., S. 138. — Flahault 1900, 1901b. Mit dem Namen „Region" bezeichnete A. P. De Candolle (1815, 1820), Schouw (1822) und später Grisebach und andere die großen horizontalen Gebiete der Erde, in welchen dasselbe Klima und dieselbe Vegetation herrschte. Wahlenberg u. a. benutzten das Wort als Bezeichnung für vertikale Gebiete, Höhenstufen und Stockwerke (ètages).

[2]) Blytt 1893.

[3]) G. Andersson u. S. Birger 1912.

Vegetation, als die weniger sonnigen oder weniger dem Regen und dem Winde ausgesetzten. Außer dem S. 92 angeführten sei erwähnt, daß die südwestlichen Abhänge in den russischen Ostseeprovinzen eine mehr hydrophile, die Nordostabhänge eine mehr xerophile Vegetation tragen, weil die südwestlichen Winde Feuchtigkeit, die nordöstlichen Trockenheit bringen[1]). Selbst in sehr kleinen Verhältnissen kann die Neigungsrichtung für die Vegetation eine Rolle spielen, z. B. in den Dünen; Giltay[2]) hat einige Beobachtungen über den Unterschied in Wärme und Luftfeuchtigkeit gemacht, der auf nur wenige Schritte voneinander entfernten Nord- und Südabhängen der Dünen Hollands herrschen kann[3]). In gleicher Weise kann die Vegetation auf den beiden Seiten eines Einschnittes oder eines Dammes an der Eisenbahn oder Landstraße äußerst verschieden sein[4]). Auf der Südseite der Abhänge im östlichen Norddeutschland ist vorzugsweise die Flora der sonnigen (pontischen oder pannonischen) Hügel mit Pflanzen kontinentaler Klimate entwickelt.

Auch der verschiedene geognostische Bau, z. B. die verschiedene Neigung der Schichten, ruft Vegetationsunterschiede hervor[5]). Diese Neigung wirkt auf den Lauf des Wassers, auf das Hervortreteten von Quellen und dadurch auf die Vegetation ein. Außerdem kann die Beschaffenheit der Oberfläche selbst ganz verschieden sein, je nachdem diese mit der Fall-Linie der Schichten einen Winkel bildet oder mit ihr ungefähr parallel geht; im ersten Falle kann die Oberfläche steil und kiesig sowie trocken sein, so daß sich nur eine zerstreute und krüppelige Vegetation entwickeln kann, während sie sich in dem anderen Falle allmählich neigt, an Wasser reicher ist und infolgedessen eine dichte und üppige Vegetation trägt. Beispiele hierfür wird man in vielen Gegenden mit Schiefergebirgen finden[6]).

---

[1]) Klinge 1890.

[2]) Giltay 1886.

[3]) Vergl. auch Warming 1904, 1909.

[4]) Stenström 1905.

[5]) Vergl. Kraus, Boden und Klima, 1911.

[6]) Das Studium der Ökologie wird sehr befördert durch die Anfertigung von Karten, in denen die typische Vegetation mit einer besonderen Farbe eingetragen ist, und die Vergleichung dieser Karten mit geologischen. Ausgezeichnete Einzelstudien dieser Art haben gemacht Woodhead 1906, R. Smith, W. G. Smith 1903—5. Moss 1913, Flahault 1894, 1897, 1901 und Drude 1902, 1908 haben Vegetationskarten von größeren Gebieten veröffentlicht. Vergl. auch Clements 1905.

III. Das Wasser als Standort

20. Kap. **Die ökologischen Faktoren im Wasser**

(Luft, Licht, Wärme, Nahrungsstoffe, Bewegungen, Farbe des Wassers)

Im Anschluß an die Besprechung der Eigentümlichkeiten der festen Böden als Pflanzenträger mögen jetzt die allgemeinen Eigenschaften des Wassers behandelt werden, insoweit sie als Standort der Pflanzen Bedeutung haben[1]).

Luft findet sich in verschiedener Menge im Wasser aufgelöst. In der Luft (vergl. 1. Kap.) und im Wasser kommen dieselben Gase vor, aber

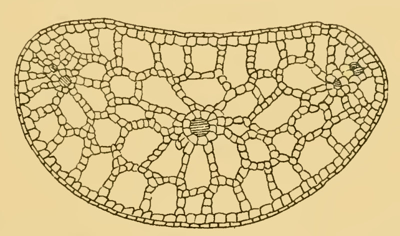


Fig. 47. Querschnitt eines untergetauchten Blattes von *Potamogeton natans* mit den großen Lufträumen. (Nach Raunkiär.)

in verschiedenen Verhältnissen; in den Gasen des Wassers ist der Sauerstoff in größerer, die Kohlensäure in viel größerer Menge vorhanden, als in der Luft. Wie für die Landpflanzen sind diese zwei Luftarten die allein wichtigen Gase, jener für die Atmung, diese für die Kohlensäureassimilation. Nur gewisse Bakterien können den Sauerstoff entbehren. Die Luft kann indes zu den in Wasser untergetauchten Teilen viel schwieriger zutreten, als zu den in Luft oder in gewöhnlicher Erde befindlichen. Stehendes Wasser kann so arm an Sauerstoff werden, daß höhere Pflanzen und Tiere in ihm fast nicht leben können. Gewisse Arten finden sich vermutlich deshalb an solchen Orten, wo Brandung und Strömung stark sind und wo stetig frisches, d. h. sauerstoffreiches Wasser zugeführt wird; deshalb werden auch viele untergetauchte Pflanzenteile oder ganze Pflanzen (Blätter, Algen usw.) in viele haarfeine Zipfel geteilt (vergl. den Bau der Kiemen), wodurch die mit dem

[1]) Vergl. Oltmanns 1905.

Wasser in Berührung kommende Oberfläche größer wird, als wenn das Organ eine einfache Fläche wäre; und vermutlich aus demselben Grunde tragen viele Algen und Podostemaceen lange Haare, die als Atmungsorgane dienen oder die assimilierende Oberfläche vermehren. Der schwierige Luftzutritt ist ferner ein Grund und vermutlich der wichtigste für die großen Lufträume, die sich bei sehr vielen Wasserpflanzen finden (bei einigen über 70 % des Volumens der Pflanze einnehmend) und wodurch z. B. die über Wasser befindlichen Teile den untergetauchten oder in schlammigem Boden wachsenden Teilen Luft (namentlich Sauerstoff) zuführen können. Besondere, später zu erwähnende Atmungsorgane haben gewisse Sumpfpflanzen namentlich in den Mangrovesümpfen.

Bei behindertem Luftzutritt und sauerstoffarmem Wasser werden im Boden Humussäuren gebildet, die für Moor- und Torferde bezeichnend sind (S. 109), und die wahrscheinlich verursachen, daß der Boden „physiologisch trocken“ wird (siehe Kap. 13).

Daß das Absorptionsvermögen für Gase beim Wasser mit steigender Temperatur abnimmt, ist vielleicht der wesentlichste Grund, weshalb gewisse Wasserpflanzen im Sommer beim Steigen der Wärme und der Lichtstärke verschwinden, weshalb viele Algen im Winter im kalten Wasser des arktischen Gebietes fruktifizieren (vergl. S. 32) und wir im Winter am Grunde unserer Gewässer oft eine lebhaft grüne Vegetation treffen.

Licht. Auch für alle Wasserpflanzen muß man gewisse Minima, Optima und Maxima der Lichtstärke annehmen. Die Beleuchtung ist für die Verteilung der Algen sehr wichtig[1]), wahrscheinlich, auch für die Häufigkeit der Arten zu verschiedenen Jahreszeiten, worüber man jedoch nichts Sicheres weiß. Je weiter Minimum und Maximum voneinander entfernt ist, desto größer wird das Verbreitungsgebiet der Art sein können.

Das Licht spielt für die Assimilation dieselbe Rolle wie bei den Landpflanzen; es kommen jedoch eigentümliche Verhältnisse hinzu. Es wird geschwächt, teils durch Reflexion auf dem Wasser, teils durch Absorption im Wasser, teils durch die hier schwebenden Teilchen, und zwar desto mehr, je unreiner das Wasser ist. Untergetauchte Wasserpflanzen erhalten deshalb, und weil Verdunstung fehlt, im ganzen das Gepräge von Schattenblättern; sie werden langgestreckt gleichwie etiolierte Pflanzen und dünn, das Assimilations-Gewebe wird wenig ausgebildet, dorsiventrale Entwicklung findet sich nur bei Schwimmblättern, das Palisadengewebe verschwindet oder wird niedrig, die Epidermis wird dünn, hat auf den untergetauchten Teilen keine oder eine schwache Kutikula und enthält oft Chlorophyllkörner; denn die Rolle der Epidermis als

[1]) Oltmanns 1905 u. a. Vergl. auch die Hydrophyten-Vegetation in Abschnitt 4.

Wassergewebe ist hier überflüssig, und Transpiration fehlt bei den untergetauchten Teilen; die äußerste Zellschicht ist bei den Algen gerade die für die Kohlensäureassimilation beste.

Das Licht dringt nur bis zu einer gewissen Tiefe hinab und wird sukzessiv abgeschwächt mit wachsender Tiefe, so daß die Assimilationsenergie mit verschiedenen Tiefen sehr variiert[1]); daher kann das Pflanzenleben, Bakterien ausgenommen, nicht zu großen Tiefen hinabgehen. Vertikale Verschiedenheiten in der Verteilung der Pflanzen werden die Folge sein. Man hat unterschieden:

1. Euphotische Vegetation, welche reichliches Licht empfängt;
2. Dyphotische Vegetation, welche in abgeschwächtem Lichte lebt;
3. Aphotische Vegetation, welche in sehr schwachem Lichte oder völliger Dunkelheit lebt.

Blütenpflanzen gehen höchstens 30 m hinab (*Zostera* in den dänischen Gewässern bis zu 12—14 m), Algen etwa bis 40 m, aber noch in 120 bis 150 m und größerer Tiefe hat man lebende Algen gefunden[2]); im Mittelmeer sollen Algen noch in 100—200 m Tiefe leben können. In den klaren Schweizer Seen steigen Characeen bis 25 und 30 m herab, in den Seen an der Ostseeküste aber nur bis 6 oder 8 m; im Genfer See hat man nach Forel noch in 60 m Tiefe ein Moos, *Thamnium alopecurum var. Lemani*, gefunden, und 4—500 m Tiefe sind vermutlich die äußerste Grenze, bis zu der das Licht hinabdringt. Daß die Protococcacee *Halosphaera viridis* in 2200 m Meerestiefe gefunden wurde, ist gewiß als eine Folge von Meeresströmungen oder als ein periodisches Sinken zu erklären.

Die verschiedenen Farben werden ungleich stark absorbiert und dringen daher zu verschiedener Tiefe hinab. Die roten Strahlen werden in den oberen Wasserschichten absorbiert, die grünen, die blauen und die ultravioletten erst in tieferen. Ultraviolette Farben hat man noch in 400 m Tiefe durch photographische Platten nachweisen können. Hiermit steht die Verteilung der Algen nach der Tiefe in Verbindung: im roten Licht assimilieren die grünen Algen am besten, im gelben die Braunalgen, während auf die Rotalgen grünes und blaues Licht am besten einwirken; daher trifft man jene nur in den oberen Wasserschichten, diese vorzugsweise in den tieferen. Gegen diese namentlich von Engelmann aufrecht erhaltene Lehre hat Oltmanns eingewandt, daß es bei den Algen nur auf die Lichtstärke ankomme; „die Farbe des Meeres ist nur eine Schattendecke, weiter nichts“. — Gaidukow[3]) hat

[1]) B. Jönsson 1903.

[2]) Sie können oft von der Strömung mitgerissen und in größere Tiefen geführt worden, wo sie sich eine Zeitlang lebend erhalten können (vergl. auch Chun).

[3]) Gaidukow 1903.

neuerdings gezeigt, daß, wenn man *Oscillatorieae* in gefärbtem Lichte kultiviert, diese ihre Farbe wechseln und die Komplementärfarbe der auf sie einwirkenden annehmen, dadurch sind sie imstande lebhafter zu assimilieren.

Wärme. Untergetauchte Wasserpflanzen sind weit weniger extremen Wärmegraden und weit geringeren Wärmeänderungen, sowohl täglichen als jährlichen, ausgesetzt, als Landpflanzen, weil Wasser eine große spezifische Wärme hat und ein schlechter Wärmeleiter ist; die Wärmeänderungen des Jahres dringen in verhältnismäßig geringe Tiefen hinab, ausgenommen in seichten Gewässern. Viele Wasserpflanzen überwintern grün, weil größere Kälte sie nicht erreicht, und die meisten sind mehrjährig. Das Optimum ihres Wachstums liegt im ganzen tief; gewisse Arten, z. B. *Hydrurus* (eine Alge aus der Klasse der Phaeoflagellatae), gedeihen nur in sehr kaltem Wasser. Daß viele Algen im Sommer verschwinden, wird vieleicht dadurch hervorgerufen, daß das Optimum der Wärme überschritten wird (vergl. jedoch Kap. 3). Die Algen sind gegen schnelle Veränderung der Wärme oft sehr empfindlich[1]), wie überhaupt gegen plötzliche Veränderungen, auch im Salzgehalte des Wassers. Jede Art hat ihre Eigentümlichkeiten.

Hohe Temperaturen finden sich nur in warmen Quellen, und hier wachsen fast ausschließlich Bakterien, Oscillarien und andere blaugrüne Algen (*Cyanophyceae*), die vielleicht Vertreter der zuerst auf der Erde erschienenen Vegetation sind.

Die Temperatur nimmt mit der Tiefe ab, aber anders in süßem als in salzigem Wasser. In stehendem Süßwasser wird sie auf dem Boden tiefer Seen ca. 4^0 sein, weil süßes Wasser bei dieser Temperatur seine größte Dichte besitzt. Höher liegende Wasserschichten können also viel kälter sein. In den Schweizer Seen beträgt die Bodentemperatur das ganze Jahr ca. 5^0. In den Meeren hingegen werden die Schichten desto kälter sein, je tiefer sie liegen, es sei denn, daß sich warme oder kalte und salzige Strömungen zwischen sie schieben.

Die Einwirkung der Temperatur auf die Verteilung der Wasser-Phanerogamen wurde von Magnin[2]) nachgewiesen, indem er fand, daß sie zu 11 m Tiefe in den wärmeren Jura-Seen hinabsteigen, aber nur bis 6 m Tiefe in kalten Seen.

Die Temperatur wirkt auf den Gehalt des Wassers an aufgelöster Luft ein; je kälter, desto reicher ist es an Sauerstoff und an Kohlensäure und desto günstigere Ernährungsbedingungen kann es also dem Pflanzenwachstum bieten. Dieses ist vermutlich wie Kap. 3 bemerkt

---

[1]) Oltmanns 1892.

[2]) Magnin 1895.

der wichtigste Grund für die mächtige Entwicklung der Algenvegetation in den Polarmeeren.

Sehr wichtig für das Verständnis der Fauna und Flora der Landgewässer sind die Temperaturbeobachtungen, die neuerdings Wesenberg-Lund[1]) in Dänemark angestellt hat. Er fand, daß schon früh im Frühjahr, wenn der größte Teil der Oberfläche der Seen noch mit Eis bedeckt ist, an den von der Sonne bestrahlten Rändern ein erheblicher Teil der Sonnenstrahlen in Wärme umgesetzt wird, so daß sich das Wasser an den bestrahlten Ufern sehr stark erwärmt. Die Temperatur steigt oft an sonnigen Nachmittagen an der Oberfläche unweit des Eisrandes auf ca. 15°. Dadurch erwacht dort das Tier- und Pflanzenleben namentlich niederer Lebewesen, also besonders des Planktons sehr schnell und früh. Das ist sicher der Grund, weshalb man an den Ufern unserer Landseen oft schon große Massen von Algen bemerkt, zu einer Zeit, wo die festgewurzelte Uferflora eben erst zu erwachen beginnt.

Pflanzennahrungsstoffe und andere Stoffe im Wasser. Das Wasser enthält viele Stoffe aufgelöst, die je nach den Gesteinsarten und den Erdschichten, womit es in Wechselwirkung getreten war, verschieden sind. Kohlensaurer Kalk ist ein sehr gemeiner, durch Kohlensäure aufgelöster Stoff (hartes Wasser). Indem sich viele Wasserpflanzen der Kohlensäure des doppelt kohlensauren Kalkes bemächtigen, wird Kalk als einfach kohlensaurer Kalk auf ihrer Oberfläche abgeschieden (Characeen, Arten von Cyanophyceen, *Potamogeton*-Arten, gewisse Moose usw). Dieser Kalk kann nachher Kalkablagerungen (vergl. S. 117 und Abschnitt 4) auf dem Boden der Seen hervorrufen[2]).

Brandt[3]) bestätigte, daß das Meer an Stickstoffverbindungen reich ist, welche bei denitrifizierenden Bakterien reduziert werden. Dieser Prozeß ist wirksamer in tropischen und subtropischen Meeren als in temperierten und kalten, und auch deshalb werden die ersteren relativ arm an Organismen, während die letzteren reich sind (Vahl).

Viele Gewässer enthalten organische Verbindungen aufgelöst, die dadurch, daß sie den Sauerstoff verbranchen, das Wasser zum Aufenthalte für Autophyten ungeeignet machen.

Die wichtigsten Pflanzennahrungsstoffe, wie Kali, Phosphorsäure, Ammoniak, Schwefel usw., finden sich in geringer Menge und in stark verdünntem Zustande gewiß in jedem Wasser, aber man weiß von keinem, daß er deutlich auf die Verteilung der Wasserpflanzen einwirkt. Nur Kalk bildet vielleicht eine Ausnahme, weshalb englische Botaniker (z. B. Tansley, Moss) „Formationen" von kalkreichen Gewässern von kieselreichen

---

[1]) Wesenberg-Lund 1912.
[2]) Wesenberg-Lund 1904.
[3]) Brandt 1904.

trennen. Gewisse Desmidiaceen und Diatomeen sollen Kalk vorziehen, andere Kieselsäure; ähnliche kleine Unterschiede werden sich wohl bei anderen Pflanzen finden. Bedeutung, und zwar eine sehr große Bedeutung, hat in dieser Hinsicht nur das Kochsalz (Chlornatrium). Von den vielen Salzen des Meerwassers: Chlornatrium, Chlormagnesium, schwefelsaure Magnesia, Gips, Chlorkalium u. a., ist das erste das allerwichtigste (ca. 78 %). Der Salzgehalt der Meere ist bekanntlich sehr verschieden, sowohl auf verschiedenen Stellen als auch oft auf derselben Stelle zu verschiedenen Zeiten. Ungefähre Angaben sind folgende: Das rote Meer 4 %, Mittelmeer 3,5—3,9, die großen Ozeane 3,5, Skagerak 3, Kattegat 1,5—3, der große Belt 1,27, Sund 0,92 (in diesen beiden nach den Strömungen sehr veränderlich), der bottnische Meerbusen 0,1—0,5, der finnische 0,3—0,7. Diese Zahlen gelten für das Oberflächenwasser; in den dänischen Meeresteilen findet sich in größerer Tiefe eine salzige Unterströmung aus der Nordsee.

In den Salzseen des Binnenlandes ist der Salzgehalt weit größer, z. B. bis zu einigen zwanzig Prozent im Toten Meere, in welchem er auch an den verschiedenen Stellen sehr verschieden ist, z. B. beim Ausflusse des Jordan viel weniger.

Die große Verschiedenheit der Flora in Salz- und in Süßwasser sowie im brackischen wird später behandelt werden (4. Abschnitt).

Obgleich sich nicht wenige Süßwasseralgen, besonders niedrig stehende, an Kochsalz anpassen können, wobei eine Vergrößerung der Zellen und andere Formenveränderungeu eintreten (Ad. Richter), sind doch fast keine anderen Pflanzen als gewisse Diatomeen dem süßen und dem weniger salzigen Wasser gemeinsam; in dem Brackwasser der Ostsee leben jedoch z. B. einige Characeen, *Enteromorpha intestinalis* und *Potamogeton pectinatus*, die sich auch in süßem Wasser finden. *Bacillus (Clostridium) Pasteurianum* und *Azotobacter* kommen sowohl in der Landerde, als im süßen Wasser und im Meere vor.

In den nahrstoffarmen Gewässern der Heiden findet sich eine ganz eigentümliche Flora. Die größte Mehrzahl der Sumpf- und Wasserpflanzen der Landseen und Teiche ist wegen Nahrungsmangels ausgeschlossen.

Die an besonderen Orten auftretenden Schizophyceenvereine werden später besprochen werden.

Das **spezifische Gewicht** von Salzwasser und von Süßwasser ist sehr verschieden und daraus folgt eine verschiedene Tragfähigkeit, die bei den Planktonorganismen eine große Rolle spielt; Süßwasser hat bekanntlich einen geringeren Auftrieb als Salzwasser. Der regelmäßige den Jahreszeiten folgende Temperaturwechsel im Süßwasser bringt in ihrer Folge auch entsprechende Veränderungen im spezifischen Gewichte

und damit der Tragfähigkeit mit sich. Viele Planktonorganismen unterliegen periodischen Veränderungen ihrer Gestalt, welche alle darauf hinaus zu laufen scheinen, die Reibungsoberfläche zu vergrößern, und die zeitlich mit den Schwankungen der Temperatur zusammenfallen. Es scheint deshalb höchst wahrscheinlich, daß diese Gestaltsveränderungen in den einzelnen Jahreszeiten als Reaktionen anzusehen sind auf die periodischen Veränderungen in der Tragfähigkeit des Wassers[1]).

Die Farbe des Wassers ist im reinen Zustande blau. Eine andere Farbe kann durch Organismen (vergl. später) oder durch beigemengte Tonteilchen u. ähnl. oder, besonders im Süßwasser, durch Humussäuren verursacht werden; gelbes oder braunes Wasser enthält oft viele Humussäuren und reagiert sauer, während alkalisches (hartes) Wasser klar (blau) ist[2]).

Die Bewegungen des Wassers sind für die Vegetation von großer Bedeutung. Sie sind entweder Wellenschlag (Brandung) oder Strömungen und wirken zunächst durch Zufuhr von frischem Sauerstoff. In strömendem Wasser ist die Assimilation fast stets sehr lebhaft; das still stehende Wasser ist der Vegetation sehr schädlich, und viele Arten fehlen gewiß aus diesem Grunde in größeren, ruhigen Tiefen oder in eingeschlossenen stillen Buchten. Ferner führt das Wasser neue Nahrung zu; Meerwasser enthält z. B. nur wenig Jod und Kalk, und doch speichern viele Algen davon viel auf. Die Wasserbewegungen sind für die Ernährung um so notwendiger, als viele festsitzende Wasserpflanzen, nämlich Algen, in der Regel keine weitreichenden Wurzeln (im physiologischen Sinne) haben. Die großen Verschiedenheiten zwischen den Algenassoziationen der offenen Küsten und den innerhalb der Schären in ruhigerem Wasser vorkommenden müssen besonders auf diese beiden Faktoren zurückgeführt werden.

Schließlich wirken die Wasserbewegungen mechanisch, indem sie die Pflanzenteile nach der Stärke der Bewegung mit verschiedener Kraft strecken und biegen. Bei den größeren Pflanzen wird mechanisches Gewebe entwickelt[3]); auch Kalkinkrustation wird zur Festigung der Meeresalgen dienen können; jedoch wachsen Kalkalgen und viele krustenförmige Algen merkwürdigerweise besonders in tiefem oder in anderem stillen Wasser. Die Gestalt wird in verschiedener Art den Umgebungen angepaßt; so finden sich namentlich in stark strömendem Wasser sehr lang gestreckte Pflanzenteile (das bandförmige Blatt, die langen fadenförmigen Gestalten gewisser Algen).

---

[1]) Ostwald 1903a; Wesenberg-Lund, 1900, 1908.
[2]) Kolkwitz 1910.
[3]) Wille 1885.

Man muß übrigens zwischen Strömungen und Wellenbewegungen unterscheiden; viele Arten vertragen jene, aber nicht diese. Sehr viele Arten ziehen ruhiges Wasser vor.

Die Bewegungen des Wassers begünstigen unter anderem die Verbreitung der Vermehrungsorgane (losgerissene vegetative Teile, Sporen, Samen)[1]. Besonders Wasserpflanzen haben im allgemeinen eine sehr weite geographische Verbreitung. Die Ursachen dafür liegen zum Teil darin, daß auf weite Gebiete hin die Lebensbedingungen der Wasserpflanzen gleichartig oder doch annähernd gleichartig sind; klimatische Unterschiede werden ausgeglichen. Zum Teil liegt es auch daran, daß die Verschleppung der Meerespflanzen über große Entfernungen sehr leicht ist, und daß manche Arten durch Wasservögel oder Insekten oder auch durch Luftströmungen weit fort getragen werden. Das letztere ist natürlich besonders bei den mikroskopisch kleinen Arten der Fall, doch sei daran erinnert, daß z. B. Hegelmaier eine Pflanze von *Wolffia arrhiza* in einem Hagelkorn fand. Zu vergleichen ist auch die Wasser- und Landflora der Eiszeit (s. S. 147).

Verschiedenheiten in der Wasserflora, die zugleich sich in der geographischen Lage ausprägen, zeigen, daß diese in mancher Hinsicht stärker bei den Meeresbewohnern ausgeprägt sind, als bei denen anderer Gewässer. Dies mag wohl seine Ursache in den großen physikalischen Verschiedenheiten der Meereswässer untereinander auf der einen Seite und in der größeren Konstanz im Salzgehalt, in der Temperatur und anderen Eigentümlichkeiten des einzelnen Meeresteiles auf der anderen Seite haben (vgl. bes. Aschersons Arbeiten über die Verbreitung der Seegräser).

---

[1]) Hemsley 1885; Sernander 1901; Schimper 1891; Rosenvinge 1905; Kjellman 1906.

Zweiter Abschnitt

Die Lebensformen

21. Kap. **Die Lebensformen und ihre Grundformen**

Humboldt[1]) war der erste, der die Bedeutung der „Pflanzen-Physiognomie“ namentlich für die Landschaft hervorhob: „Sechszehn Pflanzenformen bestimmen hauptsächlich die Physiognomie der Natur“. Er behandelt folgende 19 Formen näher: die der Palmen, Bananen, Malvaceen und Bombaceen, Mimosen, Ericaceen, die Kaktusform, die Orchideenform, die Casuarinen, Nadelhölzer, Pothosgewächse (Araceen), Lianen, Aloegewächse, die Grasform, die Form der Farne, die Liliengewächse, die Weidenform, die Myrtengewächse, die Melastomen- und die Lorbeerform. — Dieses ist natürlich nur eine oberflächliche Unterscheidung systematischer und physiognomischer Typen; jede dieser „Formen“ umfaßt in Wirklichkeit große Lebensverschiedenheiten. Ein rein physiognomisches System hat keine wissenschaftliche Bedeutung: erst wenn die Physiognomie physiologisch und ökologisch begründet wird, erhält sie eine solche.

Den nächsten wichtigen Versuch machte Grisebach[2]). Er stellte 54, später 60 „Vegetationsformen“ auf, die in ein physiognomisches „System“ geordnet sind, und suchte nachzuweisen, daß es eine Verbindung zwischen der äußeren Form und den Lebensbedingungen, namentlich den klimatischen Bedingungen gäbe; ein physiognomischer Typus ist für ihn zugleich großenteils ein ökologischer. Indessen bleibt er meistens an dem Physiognomischen hängen und kommt zu solchen morphologischen Kleinlichkeiten, wie, die Lorbeerform mit starrem, immergrünem, ungeteiltem, breitem Blatte von der Olivenform mit starrem, immergrünem, ungeteiltem schmalem Blatte, oder die Lianenform mit netznervigen Blättern von der Rotangform mit parallelnervigen zu

[1]) Humboldt 1805.

[2]) Grisebach 1872.

trennen; anderseits hat er mit diesen 60 Formen selbstverständlich keineswegs alle Lebensformen gekennzeichnet, sondern, wie er selbst sagt, nur die, die zur Kennzeichnung von Ländern und Klimaten dienen können, weil sie gesellig auftreten. Ferner zog er den anatomischen Bau gar nicht in Betracht und hatte für das wirklich Epharmotische wohl nicht Blick genug[1]).

Später veröffentlichte Hildebrand[2]) eine vergleichend ökologische Studie über Lebensdauer und Vegetationsweise, und Beobachtungen über Witterungseinfluß auf die Lebensdauer und Lebensweise der Pflanzen, welche von großem Interesse sind. Ein „System" der Formen stellte er doch nicht auf, ebensowenig wie Vesque[3]) in seiner bedeutsamen Abhandlung über die Epharmonie.

1884 gab Warming eine Übersicht über die Lebensformen der nordeuropäischen Gefäßpflanzen, die er nach morphologischen und biologischen Charakteren in 14 Hauptgruppen mit vielen Untergruppen ordnete; das Wanderungsvermögen spielte dabei eine große Rolle. Drude bemerkte mit Recht, daß er zu wenig Rücksicht auf die geographischen Verhältnisse genommen hätte[4]).

Reiter[5]) ist der nächste, der den Gegenstand eingehend behandelt hat. Mit gesundem Blick betont er den inneren Bau, die besondere Betrachtung der wirklichen Anpassungsmerkmale und die Berücksichtigung aller bei einem eigentümlichen Leben und einer besonderen Ausstattung auftretenden Typen, nicht nur die Berücksichtigung der in Menge auftretenden. Aber auch sein physiognomisches „System" muß verbessert werden: die Anpassungs- und Vererbungsmerkmale werden nicht auseinander gehalten, was übrigens auch sehr schwer, ja oft fast unmöglich ist.

Weiter befaßte sich Drude[6]) mit der Frage; er nimmt den biologisch-geographischen Standpunkt ein, der sich auf die Antworten auf die folgenden beiden Fragen stützt: „Was leistet eine betreffende Pflanzenart im Vegetationsteppich eines bestimmten Landes, und wie vollzieht sie unter den Bedingungen ihres Standortes die Gesamtheit ihres periodischen Cyklus". Als Grundzüge von größerer Wichtigkeit betrachtet er die Dauer der Organe und die Schutzeinrichtungen gegen Unbilden der Witterung während ungünstigen Zeiten, und dann auch die Stellung des Erneuerungssprosses an der Hauptachse in ihrer Beziehung

---

[1]) Vergl. im übrigen Reiter 1885; Warming 1908.
[2]) Hildebrand 1883, 1884.
[3]) Vesque 1882.
[4]) Drude 1895.
[5]) Reiter 1885.
[6]) Drude 1887, 1890, 1896, 1903.

zur Überwinterung[1]). 1896 teilte er die Pflanzen in 35 Klassen von Lebensformen, 1913 in 55.

Krause[2]) und später Pound und Clements gaben die Hauptrichtlinien eines System. Das von Pound und Clements[3]) nähert sich im allgemeinen dem von Drude. Es ordnet die Pflanzen nach den folgenden Hauptgruppen: Holzpflanzen, Halbsträucher, pleiocyklische Kräuter, hapaxanthische Kräuter, Wasserpflanzen, Hysterophyten und Thallophyten; diese Gruppen zerfallen in 34 Untergruppen.

Raunkiär[4]) zeichnete gleichfalls die Grundlinien eines Systems, in dem er, ähnlich wie Drude, das Hauptgewicht auf die Anpassung der Pflanzen legt, die diese in den Stand setzt, die ungünstigen Jahreszeiten zu überstehen, wie sie sich besonders zeigen an dem Grade und der Art des Schutzes, wie wir ihn an den ruhenden Knospen und Triebspitzen finden. Hauptgruppen (mit vielen Unterpruppen) sind Phanerophyten, Chamaephyten, Hemikryptophyten, Kryptophyten und Therophyten[5]). Unter Phanerophyten versteht er Pflanzen, deren Verjüngungsknospen wenigstens $^1/_4$ m über dem Erdboden erhoben sind; bei Chamaephyten sind sie auch über dem Erdboden, aber unter $^1/_4$ m Höhe; Hemikryptophyten sind ausdauernde Kräuter, deren Überwinterungsknospen an oder in der Nähe der Erdoberfläche sitzen. Kryptophyten sind ausdauernde Kräuter mit tiefer im Boden steckenden Überwinterungsknospen, und Therophyten sind einjährige Kräuter. Raunkiärs System wird besonders für das Verständnis des „Pflanzenklimas“ Interesse haben. Unter „Pflanzenklima“ versteht er: das Klima als Bedingung für eine bestimmte Vegetation und bestimmt durch das statistische Verhältnis zwischen den Lebensformen sämtlicher Arten, durch die Anpassung zum Überleben der ungünstigen Jahreszeit. Er selbst setzt die Formationslehre in Gegensatz zum „Pflanzenklima“.

Eine neuere Behandlung des Stoffes stammt von Warming, der seit 1884 eine Reihe von Arbeiten über die Einteilung der Wuchsformen und über die Rolle, die sie in den Pflanzenvereinen spielen, veröffentlichte. 1908 und 1909 suchte er die Grundlinien eines Systems festzulegen, die auch im folgenden mit verschiedenen Änderungen wiedergegeben sind.

Wie die Arten die Einheiten sind, womit die systematische Botanik rechnet, so sind die Lebensformen die Einheiten, die in der ökologischen Pflanzengeographie die größte Rolle spielen. Es hat daher eine gewisse praktische Bedeutung, ob man eine begrenzte Anzahl leicht aufstellen und benennen könne, wobei die leitenden Grundsätze zunächst ökologische

[1]) Drude 1890, S. 69; 1896, S. 46, 1913, Erster Abschnitt.

[2]) Krause 1891.

[3]) Roscoe Pound u. Clements 1898.

[4]) Raunkiär 1903, 1905, 1907, 1909.

[5]) Vergl. auch Vahl 1914.

Rücksichten sein müssen. Die rein systematisch-morphologischen und anatomischen Charaktere, solche wie Sproßfolge, monopodiale oder sympodiale Verzweigung und viele Formen sowie Nervatur der Blätter, spielen keine Rolle: Aber welche biologischen Grundsätze die wichtigsten seien und daher die erste Grundlage für ein ökologisches System der Lebensformen bilden müßten, ist eine schwierige, durchaus nicht hinreichend durchgearbeitete Frage.

Es kann nicht genug hervorgehoben werden, daß der größte Fortschritt nicht nur für die Biologie im weiteren Sinne, sondern auch für die ökologische Geographie der sein wird, die verschiedenen Lebensformen ökologisch zu erklären: ein Ziel, wovon man noch weit entfernt ist.

Was die Sache ungemein schwierig macht ist auch das, daß alle die verschiedenen Lebensformen durch die allmählichsten Übergänge und zahlreichen Zwischenformen verbunden sind. Eine andere Schwierigkeit liegt in der Auffindung kurzer und bezeichnender Namen, am besten sind natürlich solche, mit welchen jedermann vertraut ist.

Um sich in dem unendlichen Reichtum von Lebensformen zu orientieren, wird es praktisch sein, gewisse „Grundformen des Lebens“ hervorzuheben, welche wohl zum größten Teile Vererbungsformen sind, die aber vielfach den Charakter von Anpassungserscheinungen zeigen, zum Teil aber auch nichterbliche Abänderungen darstellen.

Der „Wipfel(Kronen-)baum“ ist z. B. eine solche Grundform des Lebens, aber die verschiedenen Arten, welche diese Form bilden können, zeigen eine unendliche Fülle von Anpassungscharakteren. Ob diese erblich fest oder nach der Lebenslage veränderlich sind, muß in den einzelnen Fällen untersucht werden.

Die Grundformen werden im Kap. 22 besprochen, die Anpassungsrichtungen in den folgenden.

Kap. 22. **Übersicht der Grundformen des Lebens**[1]

I. Heterotrophe chlorophyllose Pflanzen . . . (1) Holoparasiten (Schmarotzer) Holosaprophyten.

II. Autotrophe chlorophyllhaltige Pflanzen.

A. Durch Symbiose mit Algen chlorophyllhaltig, autotroph . . . . (2) Lichenen (Flechten).

---

[1]) Es muß bemerkt werden, daß diese 22 Gruppen nicht alle ganz gleichwertig sind, indem einige mehr umfassend sind als andere und in einer größeren Darstellung abgeteilt werdeu müssen, z. B. Wasserpflanzen, Lianen, Kriechpflanzen. Der Kürze und Übersichtlichkeit wegen ist dieses hier unterlassen worden.

B. Keine Symbiose mit Algen; echt autotrophe Pflanzen.
  1. Untergetauchte oder schwimmende Pflanzen . . . . (3) Wasserpflanzen.
  2. Landpflanzen und Sumpfpflanzen.
    × Wasseraufnahme durch die ganze Oberfläche . . . . (4) Muscoide Typen.
    ×× Wasseraufnahme durch Wurzeln aus der Erde.
      a) Nicht selbständige Pflanzen . (5) Lianen.
      b) Selbständige.
        α. Hapaxanthe (einmal blühende) Kräuter . . . . (6) Sommerannuelle (einjährige).
          (7) Winterannuelle (einjährig überwinternde).
          (8) Bienne (zweijährige).
          (9) Pleiocyklische (nach mehreren Jahren nur einmal blühende).
        β. Pollakanthe (mehrmals blühende) Pflanzen.

△ Pflanzen mit vertikaler Grundachse. Orthotrope Assimilationssprosse.
  a) Kräuter.
    † Laubsprosse mit nicht grasartigen Blättern (Pollakanthe Stauden, ausdauernde Kräuter).
      ○ Orthotrope Langsprosse . . (10)
      ○○ Orthotrope Blattstauden (Stauden mit einzelnen, am Erdboden stehenden Blättern) . . . . (11)
      ○○○ Orthotrope Rosettenstauden . (12)
    †† Grasartige Blätter, orthotroper Grastypus (grasartige Pflanzen) . (13)
  b) Halbsträucher . . . . (14)
  c) Polsterpflanzen . . . . (15)
  d) Weichstämme . . . . (16)
  e) Stammsukkulente . . . . (17)
  f) Echte Gehölze.
    Dikotyle Sträucher . . . . . . (18)
    Monokotyle Sträucher . . . . (19)

Wipfel-(Kronen-)bäume . . . . (20)
Schopfbäume . . . . (21)
△△ Kriechende Pflanzen (mit oberirdischer horizontaler Grundachse) . . . . . (22)

1. **Heterotrophe Lebensformen.** Nicht chlorophyllführende Pflanzen, welche sich von organischen Stoffen nähren (Holosaprophyten und Holoparasiten). Sie sind sehr verschieden im Bau und in der Lebensweise, finden sich sowohl unter Kryptogamen wie unter Phanerogamen, und es gibt sowohl einjährige wie mehrjährige Typen. Die Hemisaprophyten und Hemiparasiten dagegen besitzen Chlorophyll und haben meist die gewöhnlichen Bauverhältnisse der chlorophyllführenden verwandten Pflanzen, die Phanerogamen also grüne Laubblätter, welche, vom Lichte abhängig, den Standortsbedingungen angepaßt sind. Die große Gruppe der Heterotrophen muß in biologische Unterabteilungen eingeteilt werden, diese können aber hier nicht spezieller besprochen werden[1]).

2. Die zweite große Gruppe umfaßt die **Flechten** ***(Lichenes)***: höchst eigentümliche Lebensformen, die wie bekannt einer Form von Symbiose ihr Dasein verdanken, einer eigenartigen Verbindung zwischen Pilzen und Algen, welche letzteren die Kohlensäureassimilation besorgen. Die Flechten sind daher vom Lichte abhängig. Ihre Körperformen sind sehr verschiedenartig. Ökologisch sehr wichtig ist ferner ihre Fähigkeit, vollständig austrocknen zu können, bei Wiederbewässerung schnell durch ihre ganze Oberfläche Wasser wieder aufnehmen zu können, und zwar sowohl in tropfbarflüssiger als in Dampfform. Dagegen entziehen sie dem Substrate nichts oder doch höchstens sehr wenig. Daher können sie z. B. schroffe, nackte, von der Sonne durchheizte Felsen bewohnen und auch vielfach als Epiphyten leben. Nach Fitting können einige ephylle Lichenen tief in das Blattgewebe eindringen[2]).

3. **Wasserpflanzen** (Hydrophyten). Hierher gehören die im salzigen oder süßen Wasser ganz untergetaucht oder schwimmend lebenden, selbstassimilierenden Pflanzen. Sie vermögen meist, soweit sie ganz untergetaucht sind, Wasser durch ihre ganze Oberfläche (Algentypus) aufzunehmen; im übrigen vergl. Kap. 31; Transpiration ist bei ihnen ganz ausgeschlossen. Ihre physiologischen und anatomischen sowie morphologischen Verhältnisse sind daher von denen der Landpflanzen ganz verschieden. Abweichungen bieten die auf der Oberfläche des Wassers schwimmenden oder mit Schwimmblättern ausgerüsteten Arten. Ihre Körperform ist übrigens äußerst verschieden, worüber Näheres

---

[1]) Im übrigen vergl. Kap. 35.
[2]) Im übrigen vergl. Kap. 35.



Fig. 48. Urwaldlianen in Trinidad. (Photograph unbekannt.)

später (Kap. 31 und Abschnitt 4). Die Wasserpflanzen können in mehrere Lebensformen getrennt werden.

Einige Luftalgen (aerophytische Algen) vermögen periodische Austrocknung zu ertragen und können daher senkrechte Felsen und Baumstämme bewohnen.

4. Die muscoide Lebensform. Autotrophe (sich selbst ernährende), auf Chlorophyllassimilation angewiesene Pflanzen, zum größten Teil Landpflanzen aus der Klasse der Moose. Sie trocknen leicht aus, haben gewöhnlich keinen Verdunstungsschutz und können atmosphärisches Niederschlagswasser durch ihre ganze Oberfläche aufnehmen, dagegen nichts oder sehr wenig aus dem Boden (vergl. S. 135 ff.), so daß die in oder an demselben lebenden Rhizoiden und ähnlichen Organe (Haarwurzeln) im wesentlichen Haftorgane darstellen.



Fig. 49. Spitze eines Triebes der Rotangpalme (*Calamus*) mit den verlängerten, widerhakigen Mittelstreifen der Blätter. (Nach Warming-Johannsen.)

Pflanzen dieser Lebensform gedeihen überall auf der Erde, auf Felsen und an andern Orten, auch epiphytisch; besonders zahlreich und üppig sind sie in regen- oder nebelreichen Gegenden, dort sogar auf offenem Gelände, sowie in der dampfreichen Luft von tropischen u. a. Wäldern. Auch diese Gruppe zerfällt in Unterabteilungen. An diese Gruppe schließen sich unter den Gefäßpflanzen die Hymophyllaceen an, welche zum Teil biologisch und auch in gewissem Sinne anatomisch (vergl. S. 26) den Moosen sehr ähnlich sind. Eine merkwürdige Form der Moose ist Sphagnum[1]). Ebenso wird die epiphytische Bromeliacee Tillandsia usneoides sich ohne Zwang hier anschließen lassen.

5. Lianen sind solche Pflanzen, die die mechanische Säulenfestigkeit anderer hochstrebender Pflanzen (in erster Linie die von Bäumen oder Felsen) benutzen, um ohne großen Aufwand an plastischem Material im Streben nach Licht möglichst schnell eine große Höhe zu erreichen; deshalb wachsen sie besonders an kräftigeren Pflanzen in die Höhe. Die Stämme sind lang, dünn und langgliederig, aufstrebend, entweder

[1]) Vergl. darüber Paul (s. S. 82), Oltmanns u. a. — Abschnitt 4.

schlingend oder kletternd. (Schmarotzende Lianen sind hier nicht mit eingeschlossen.)

Diese große Gruppe zerfällt in mehrere Unterabteilungen. Die einfachsten sind:

a) Die Halblianen[1]) oder Spreizklimmer[2]). Zumeist niedrigere Formen, welche an Waldrändern und in Gebüschen klettern; sie benutzen hierzu z. B. Dornen, Haken, spreizende (brachiate) Zweige, welche auf den Verzweigungen anderer Pflanzen ruhen. Auch hoch in die Bäume aufsteigende Typen, wie die *Calamus*-Palmen, erheben sich in ähnlicher Weise (Fig. 49); auch manche *Philadelphus* klettern hoch.

b) Wurzelkletterer. Die Stengel drücken sich Bäumen oder Felsen an und heften sich dort durch Haftwurzeln fest (Fig. 50—52).

c) Schlingpflanzen. Die Stengel legen sich in losen Windungen um Stämme und Zweige der Bäume und Sträucher (Fig. 53).



Fig. 50. *Marcgravia Schimperiana.* *A.* Kletternder dorsiventraler Sproß von oben, *B.* derselbe von unten; *C.* aufrechter nichtkletternder Sproß. (Nach H. Schenck.)

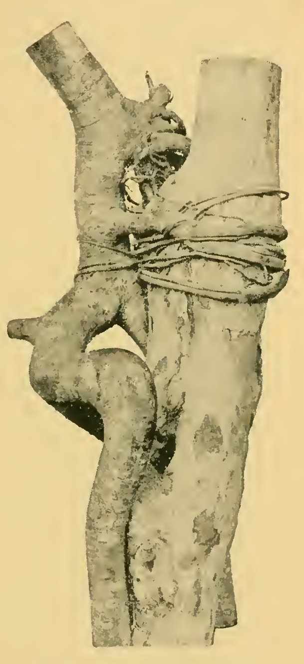


Fig. 51. Westindische *Clusia*, einen Baumstamm umfassend durch Winden. (Photogr. Börgesen.)

d) Rankenpflanzen. Sie sind durch besondere reizbare Greiforgane (Ranken) verschiedener morphologischer Herkunft, welche dünne Organe umfassen, oder sich durch Saugscheiben (manche *Parthenocissus*-Arten usw.), Krallenhaken (*Cobaea* usw.) an dicken Bäumen mit Borke, an Mauern usw. festhalten, befähigt, in die Höhe zu steigen (Fig. 54—56).

[1]) Warming 1892.
[2]) Schenck 1892, 1893.

Einige Arten können sowohl lianenartig als wenigstens zeitweise als Epiphyten auftreten, z. B. *Ficus*-Arten.



Fig. 52. Mit den Wurzeln am Stamme aufkletternde Aracee. (Nach F. Börgesen.)

Die Lianen sind übrigens im Blatt- und Sproßbau, und was Grundform des Lebens anbetrifft, sehr verschieden; es gibt ein- und mehrjährige,

Kräuter, Halbsträucher und Gehölze, also Grundformen, welche sich im folgenden ebenso bei den aufrechten, selbständigen Typen wiederfinden, und nach denen man bei den Lianen weitere Unterabteilungen unterscheiden kann. Die Blätter sind bei den meisten mesomorph (mittleren Feuchtigkeitverhältnissen angepaßt, nicht selten auch hygromorph, also feuchtigkeitsliebend) bei anderen xeromorph (trockenheitertragend). Es scheint das ganz natürlich, weil die Lianen zumeist einem stärkeren Wasserverlust durch Transpiration ausgesetzt sind, weil also die Wasserversorgung durch die langen und dünnen Stengel ohne besondere Vorrichtungen nicht reguliert werden kann.



Fig. 53. Hopfen (*Humulus*), windend. (Nach Baillon.)

Fig. 54. Selbstkletternder *Parthenocissus*. *A*. vor, *B*. nach der Anheftung. (Nach Darwin.)

Eine eigentümliche, noch nicht ganz erklärte Konvergenzerscheinung ist die bei sehr vielen Arten wiederkehrende breite, herzförmige Blattspreite, welche auf langen Stielen unter rechten Winkeln vom Stengel ausgeht [1]) (Fig. 57).

6. Sommerannuelle (einjährige) Kräuter (Monocyklische: Warming 1864. Therophyten: Raunkiär). Selbstassimilierende, nur einmal blühende und fruchtende krautartige Gefäßpflanzen. Der ganze Lebenscyklus von

[1]) Über Lianen vergl.: Darwin 1875, Schenck 1892, 1893 α, Warming 1892, 1901, Lindman 1899 und Neger 1913, wo auch weitere Litteratur zu finden ist.

der Keimung bis zur Fruchtreife wird ununterbrochen im Laufe von wenigen Wochen („ephemere“ Arten) bis zu einigen Monaten vollendet.

Die ungünstige Jahreszeit wird durch die gut geschützten Samen überstanden. Die Laubsprosse sind meist aufrecht und gestrecktgliederig,



Fig. 55. *Bignonia* mit Kletterkrallen, *B.* ohne Blätter. (Nach Schenck.)

oft auch niederliegend, bisweilen findet vor ihrer Anlage eine Rosettenbildung statt. Die Laubblätter sind meist dünn, mesomorph. Auch sukkulente Salzbodenpflanzen sind in dieser Lebensform eingeschlossen. Besonders häufig treten die Einjährigen in periodisch sehr trockenen Klimaten oder an trockenen Standorten auf, sehr zahlreich auch auf

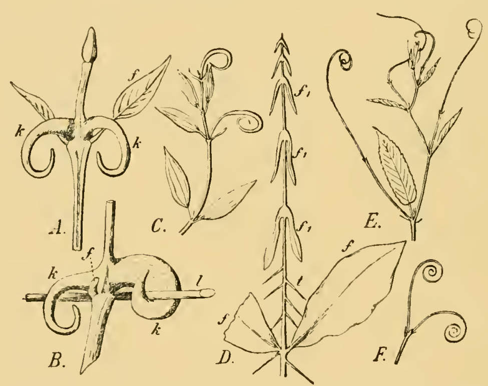


Fig. 56. Kletterhaken. *A.* und *B. Uncaria* (*f* Tragblätter für die Kletterhaken *k*); *C. Strychnos*; *D.* Blattende von *Desmoncus*; *E. Reisseckia*; *F. Serjania*. (Nach Treub und Schenck.)

häufig an der Oberfläche verletztem oder natürlich offenem Boden (z. B. Kulturböden, Dünen, am Meeresufer).

7. Winterannuelle (einjährig überwinternde) Kräuter (Dicyklische). Selbstassimilierende Kräuter, welche ihren Lebenscyklus gewöhnlich mit einer Unterbrechung der Entwickelung (Winter) in wenigen Monaten vollenden, indem die Keimung im Herbste, Weiterentwickelung,

Blühen und Fruchtbildung im nächsten Frühling oder Frühsommer erfolgt. Die ersten Laubblätter, im Herbst gebildet, sind rosettenförmig am Boden genähert. Im folgenden Jahre entspringen aus der Rosette Langtriebe mit Blüten entweder ohne Laubblätter (Schaftbildung) oder



Fig. 57. Blätter von brasilianischen Lianen. A. *Bauhinia* sp.; B. *Ipomoea bona nox*; C. *Amphilophium* sp.; D. *Mikania cordifolia*; E. *Cissampelos* sp.; F. *Dioscorea dodecaneura*; G. *D. Lagoasantae*; H. *D. sinuata*; I. *Aristolochia triangularis*. (Gezeichnet von C. A. M. Lindman.)

mit solchen; der erstere Typus ist häufiger. Ausgesprochene Speicherorgane werden nicht ausgebildet.

Diese Lebensform ist an Klimate mit deutlich ausgeprägten Wintern angepaßt. Beispiele: *Erophila* (*Draba*) *verna*, *Capsella bursa pastoris*, *Teesdalea nudicaulis* (vergl. Fig. 18, S. 35).

8. Zweijährige (bienne) Kräuter (Dicyklische). Selbstassimilierende, Rosetten bildende Kräuter. Im ersten Jahre wird eine Bodenrosette aus Laubblättern gebildet, von welchen gewöhnlich die jüngsten überwintern, ohne daß echte Winterknospen mit Knospenschuppen gebildet werden. Der kurze Stengel wird durch Wurzelkontraktion oft tiefer in den Boden hineingezogen. Reservestoffe werden in der Wurzel und in dem kurzen Hauptstengel der Rosette gespeichert. Im nächsten Jahre entwickelt sich ein hoher, aufrechter, meist laubblattragender, oft verzweigter und blühender Stengel. Der Kreislauf der Entwickelung, also die Lebensdauer der Pflanze, dauert über 12 Monate. Nach der Fruchtbildung stirbt die ganze Pflanze ab.



Fig. 58. Herbstzustand eines zweijährigen Krautes (*Beta*). (Nach Warming-Johannsen.)

Dieser Typus kommt besonders in kalttemperierten Klimaten und auf offenem Gelände vor. Hierher gehören viele Kulturpflanzen (*Beta vulgaris*, *Daucus carota*, *Apium graveolens*, *Brassica oleracea* und and.) Fig. 58.

9. Pleiocyklische (mehrjährige, einmal blühende) Pflanzen (Warming 1884). Weichen dadurch von den echten zweijährigen ab, daß die Rosettenbildung am Boden mehr als ein Jahr ohne Blütenbildung fortgesetzt wird, bis schließlich das Leben nach Bildung des aufrechten blüten- und fruchtbildenden Längssprosses beendet wird: auch hier stirbt nach der Fruchtreife die ganze Pflanze ab.

Viele zweijährige können unter Umständen pleiocyklisch werden, besonders wenn an mageren oder trockenen Orten die Ausbildung der blühfähigen Rosette verzögert wird. An ungünstigen Standorten, so z. B. bei der Kübelkultur der *Agave Americana* im nördlichen Europa, können

die Pflanzen sehr alt werden, ehe sie blühen (die sogenannte „hundertjährige Agave“).

Diese Lebensform kommt in ähnlichen Klimaten vor wie die zweijährigen, auch z. B. in den zentralasiatischen Hochländern (einige *Rheum*-Arten) und Tropen (viele Agaven, einige Bananen usw.); im allgemeinen bevorzugt sie aber größere Wärme.

Pollak-anthe[1]) Landpflanzen.

Wenn wir zu den von Kjellman pollak-anthe, von De Candolle polykarpisch genannten Arten übergehen, müssen wir zuerst die Charaktere betrachten, nach welchen diese sehr große Gruppe von selbstassimilierenden Pflanzen der Übersicht wegen in kleinere natürliche Abteilungen gegliedert werden kann. Die Charaktere (A-G) sind nach ihrer allmählich abnehmenden ökologischen Bedeutung geordnet.

A. Dauer der vegetativen Sprosse. Einige sind nur einjährig, sterben also im Herbst fast bis auf die Wurzel ab, andere bleiben durch mehrere bis sehr viele Jahre lebend. Letztere sind meist verholzt, erstere krautartig.

B. Form der Sprosse, ob kurz und kurzgliederig (Rosettensprosse) oder lang, dann gewöhnlich mit längeren bis langgestreckten Stengelgliedern (Langsprosse).

C. Richtung der Sprosse, ob aufrecht (orthotrop)[2]), kriechend oder niederliegend (plagiotrop[2]) = Kriechpflanzen).

D. Stellung der Verjüngerungsknospen während der ungünstigen Jahreszeit, ob mehr oder weniger hoch in der Luft (Raunkiärs Phanerophyten und Chamaephyten), an der Bodenoberfläche (Hemikryptophyten) oder tiefer in der Erde verborgen (Geophyten Areschougs[3]), Kryptophyten Raunkiärs[4])). Mit „diageisch“ bezeichnet Vahl[5]) Pflanzen, welche ihre Sprosse durch die Erde vorzuschieben vermögen, im Gegensatze zu dem oberirdischen oder „epigeischen“ Sprosse.

E. Bau der Knospen. Alle Stengelspitzen mit den allerjüngsten Blätteranlagen sind immer von älteren Blättern oder deren Resten umgeben und geschützt. Bei krautartigen Sprossen und bei verschiedenen anderen, z. B. Palmen, Blattsukkulenten, den meisten Rosettenpflanzen, geschieht dieses nur durch ältere Laubblätter (offene oder nackte Knospen); bei vielen Gehölzen, besonders denen der kalten und kühleren gemäßigten Zonen sind sie von besonderen Schutzorganen, meist um-

---

[1]) Von πολλάκις, mehrmals und ανθός, Blüte.
[2]) Von ὀρθός, aufrecht resp. πλάγιος, quer gestellt und τρέπειν, wenden.
[3]) Areschoug 1895.
[4]) Raunkiär 1903, 1905, 1907, 1908.
[5]) Vahl 1911.

gebildeten Laubblättern, „Knospenschuppen", bedeckt, oder auch durch Teile von Laubblättern geschützt[1]).

F. Dauer der Laubblätter. Sie ist von geringerer Bedeutung für die Abgrenzung der Lebensformen. Manche Blätter leben wenige Monate, andere mehrere Jahre. In allen Klimaten und in allen Lebensformen, bei krautartigen Pflanzen sowohl als Holzpflanzen, finden sich sommergrüne und auch immergrüne Arten. Doch sind gewisse Klimate und Pflanzenvereine durch das Vorherrschen von immergrünen Arten ausgezeichnet, so z. B. tropische Regenwälder, ozeanisches Klima; gewisse edaphische Eigentümlichkeiten, namentlich Feuchtigkeit im Boden, sind für die Ausbildung immergrüner Formen günstig. Bei Aufstellung von Lebensformen hat man auch oft großes Gewicht darauf gelegt, ob die Arten „rediviv" oder „perenn" (d. h. immergrün) sind.

Schimper[2]) hat das Wort „Tropophyten" gebildet; hiermit soll eine Lebensform bezeichnet werden, die Pflanzen umfaßt, die im Gegensatze zu Hygrophyten uud Xerophyten, je nach der Eigenart der Jahreszeit, abwechselnd Hygrophyten und Xerophyten sind. Es scheint etwa gleichbedeutend mit sommergrüne Pflanzen zu sein, ist deshalb unklar und überflüssig. Es gibt sowohl mesophile, als hydrophile und xerophile „Tropophyten".

Ob die Rhytmik der Pflanzen zu äußeren Faktoren (Klima) in Beziehung steht oder von inneren Ursachen bedingt wird, ist eine noch streitige Frage, von Klebs, Volkens, Dingler, Schimper, Wright diskutiert.

G. Die Verzweigung und vegetative Vermehrung. Ob die Verzweigung der Pflanze reichlich ist oder nicht, ist für die Physiognomie der Pflanze von großer Bedeutung (man denke an Schopfbäume und Wipfel[Kronen-]bäume). Es wird auch im Kampfe ums Dasein zwischen den Arten von großer Bedeutung sein, ob eine Art sich durch Verzweigung weit seitlich ausdehnen kann oder nicht. Vorzugsweise ist die Verzweigung ein phylogenetischer Charakter, weniger ein epharmonischer.

Die vegetative Vermehrung ist von großer Bedeutung für die Lebensfähigkeit der Arten, für ihr Besiedelungsvermögen und ihre Kämpfe unter einander, scheint aber für ihre Charakteristik als Grundform des Lebens unwesentlich zu sein (ausgenommen bei den Kriechpflanzen). Viele Kräuter haben oberirdische, gewöhnlich wurzelbildende Ausläufer z. B. *Fragaria*, *Ranunculus repens*, *Mentha*-Arten. Andere haben unterirdisch kriechende Grundachsen („Stolon-Rhizome" Joh. Erikson), z. B. *Urtica dioeca*, *Solanum tuberosum*, *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, *Typha* u. v. a. (Fig. 40).

Wieder andere vermehren sich sehr reichlich durch Wurzelsprosse (z. B. *Cirsium arvense*, *Sonchus oleraceus*, *Rumex acetosella*, *Reseda lutea*, Fig. 62, 73).

---

[1]) Über dieses Thema existiert eine umfangreiche ältere Literatur, unter der neueren vergl. besonders die Arbeiten von P. Groom 1892 und Raunkiär 1907.

[2]) Schimper 1898.

In allen solchen Fällen werden die Arten „sozial“, sie vermögen von größeren Flächen Besitz zu ergreifen und dadurch andere Arten zu unterdrücken.

Die Lebensform wird aber dadurch nicht geändert; eine Rosettenpflanze wie *Ranunculus repens* bleibt deshalb doch Rosettenpflanze, aber für die sozialen Verhältnisse ist dieses Wanderungsvermögen von größter Bedeutung. Dasselbe Ausbreitungsvermögen kann bei anderen durch reiche Samenbildung erworben werden, meist aber nur, falls die Konkurrenz der ausdauernden besonders der rasenbildenden Kräuter fehlt.

Die ober- und unterirdische Ausläuferbildung läßt sich bisweilen schwierig oder gar nicht von unterirdisch wandernden, länger dauernden, Nährstoff speichernden Grundachsen trennen.

Die Ausläuferbildung, sowohl über als unter der Bodenfläche, ist gewöhnlich an wasserreiche und lose Bodenarten gebunden, da die Feuchtigkeit der Erde die Wurzelbildung fördert, und die Länge und Verzweigung der Wandersprosse durch die Lockerheit der Erde befördert wird.

Die Grundformen des Lebens werden vielfach durch Anpassung der Laubsprosse an der Lebenslage der Pflanze an dem betreffenden Standorte aufgezwungene Lebensführung, namentlich an die Stärke der Verdunstung, ausgebildet. Solche Anpassungen und die dadurch vielfach hervorgerufenen physiognomischen Änderungen sind alle durch die edaphischen und klimatischen Verhältnisse bedingt und erfordern daher eine spezielle, längere Darstellung (vergl. Kap. 23—30).

Die Grundformen werden dadurch aber nicht beeinflußt; es gibt z. B. sowohl Kräuter als Gehölze, sowohl Rosettenpflanzen als Pflanzen mit Langtrieben, welche Blattsukkulenten sind.

Nach dem im Vorhergehenden, unter A—G Entwickelten werden wir die mehrjährigen, mehrere Male fruchtenden, selbstassimilierenden Pflanzen in folgende Abteilungen unterbringen:

I. Aufrechte und mehr oder weniger gerade (orthotrope) Laubsprosse.

A. Kräuter.

a) Stauden (ohne Grasform).

1. Die Assimilationsorgane (Blätter) sitzen an Langtrieben. Die meisten Arten ausdauernd. Pollakanthe Langstauden 10
2. Die Assimilationsorgane sind einzelne Blätter. Blattstauden 11
3. Die Assimilationsorgane (Blätter) sind zu typischen Rosetten gedrängt. Rosettenstauden 12

b) Grasform.

4. Die Assimilationsorgane (Blätter) sind schmal, bandartig bis sehr schmal, nach dem Typus der Gräser gestaltet. Grastypus **13**

B. Halbsträucher. Niedrigere, meist sommergrüne, aber auch oft immergrüne Pflanzen, deren jüngste Sprosse mehr oder weniger krautartig und daher einjährig sind . . **14**
Hier anschließend die meisten Polsterpflanzen . . . **15**

C. Weichstämme. Dicke, grüne, weiche Stämme, meist immergrün; offene oder nur durch Scheiden des jüngsten Blattes geschützte Knospen. Gewöhnlich große Blätter **16**

D. Stammsukkulenten. Blattlose grüne sukkulente Stämme mit sehr kleinen, oft eingesenkten Knospen **17**

E. Echte Gehölze. Aufrechte, verholzte, mehr oder weniger langlebige Sprosse, die in einem Jahre oder länger (immergrüne) die Assimilationsorgane (Blätter) tragen.

a) Sträucher und Zwergsträucher **18**
b) Typus der Bambusgräser und Rohrpalmen . . **19**
c) Wipfel(Kronen-)bäume **20**
d) Schopfbäume mit unverzweigtem nur eine Blattrosette tragendem Gipfel **21**

II. Kriechpflanzen. Sprosse plagiotrop, wurzelschlagend oder dem Substrate eng angedrückt **22**
Wieder einzuteilen in:
A. Kräuter.
B. Halbsträucher.
C. Gehölze (Spaliersträucher).

10. Pollak-anthe Langstauden. Die meisten Arten sind sommergrün. Zu einer bestimmten Jahreszeit entwickeln sich die gewöhnlich langgliederigen Assimilationssprosse aus entweder oberirdischen, aber dicht an der Bodenoberfläche stehenden, oder aus unterirdischen, mehr oder weniger tief in der Erde liegenden Grundachsen. Die Erneuerungsknospen sind gewöhnlich von Knospenschuppen oder doch von Niederblättern geschützt. Die unterirdisch ausdauernden Grundachsenteile sind kurzgliederig und liegen in einer für jede Art einigermaßen bestimmten Tiefe in der Erde (Royers „Loi de niveau"). Es hat dies die ökologische Bedeutung, daß mehrere Arten in einem Pflanzenvereine friedlich nebeneinander leben können, ohne sich den Platz in allzu hohem Grade streitig zu machen[1]). Dachnowski[2]) z. B. erwähnt, daß in nord-

[1]) Vergl. z. B. Woodhead, seine Fig. vergl. unten unter Wälder.
[2]) Dachnowski 1912.

amerikanischen Sphagnummooren einige Arten ihre unterirdischen Organe in 8—10 Zoll Tiefe, andere in 5—7 Zoll Tiefe erhalten, während sie bei noch anderen höher liegen [1]).

Zur Durchbrechung der Erde sind die Sprosse resp. deren vorgeschobene Spitzen in verschiedener Weise angepaßt [2]). Vergl. Fig. 40, S. 74.

Die Laubsprosse sind meist gestrecktgliederig, und selbst wenn sie am Boden etwas kurzgliedriger sind, kommt es doch nicht zu einer eigentlichen Rosettenbildung. Die unteren Blätter sind oft langgestielt, die oberen werden aber successiv kleiner und kurzgestielt oder zuletzt sitzend. Die Sprosse sind fast immer einjährig und haben dünne, mesomorphe (an mäßige Verdunstung angepaßte) Blätter. Die im Boden liegenden überwinternden Grundachsenteile haben mehr oder weniger große Mengen von Reservesubstanz aufgespeichert (Fig. 59—67).

Eine unübersehbar große Mannigfaltigkeit von Typen findet sich hier, die übersichtlich folgendermaßen zusammengestellt werden können.

a) Ohne Wandersprosse und ohne als Knollen oder Zwiebeln ausgebildete Speicherorgane.
b) Wie a aber mit oberirdischen Ausläufern.
c) Wie a aber mit unterirdischen Ausläufern (Stolon-Rhizomen).
d) Wandernde, dauerhaftere, Nahrung speichernde daher dickere Grundachsen (Rhizome).
e) Zwiebel- und Knollenpflanzen. Gewöhnlich ohne Wandersprosse.

a) Die hierher gehörigen Pflanzen sind an den Ort gebunden, können nicht erheblich seitlich wandern. — Die in der Erde liegenden Grundachsen verholzen bei vielen (Drudes Holzkopfstauden); im trockenen lehmigen Boden der tropischen Savannen und Wüsten werden sie bisweilen sehr dick und hart (Xylopodium Lindman 1900; Warming 1892) [3]).

Im Frühlinge entwickeln sich ein bis mehrere aufrechte, krautartige Laubsprosse und blütentragende Stengel, deren unterste Teile lebend bleiben und seitlich Verjüngungsknospen für die nächstjährigen Triebe tragen; der größte obere Teil stirbt nach der Fruchtbildung ab. Wenn sich viele Sprosse entwickeln, wird der Wuchs dadurch „rhizoma multiceps“ („Sproßbasis-komplex“ und „Pseudorhizom“ von Hj. Nilsson; Crown-formers Hitchcock; Clements 1898; Drude 1890).

In trockenem Boden dauert die Hauptwurzel gewöhnlich lange aus. Oft sind die beblätterten Stengel hoch (Hochstauden). Beispiele: *Silene venosa, Cynanchum vincetoxicum.*

---

[1]) Vergl. hierzu Royer 1881; P. E. Müller 1894; Rimbach; Raunkiär 1895—1908; Woodhead 1906.

[2]) Vergl. Areschoug 1895; Massart 1903, 1910. Vergl. Fig. 120 in Warming-Johannsens Lehrbuch, oben Fig. 40.

[3]) Vergl. S. 78.

b) Die Assimilationssprosse sind wie bei **a** entwickelt, aber es werden oberirdische, dünne, Laubblätter tragende und wurzelbildende Ausläufer gebildet. Damit in Verbindung steht gewöhnlich eine kürzere Dauer der primären Grundachsen und damit natürlich auch die Erscheinung, daß die Hauptwurzel bald verschwindet. Beispiele: auf feuchtem Boden am Ufer der Seen *Mentha*-Arten, *Scutellaria galericulata.*



Fig. 59. *Circaea intermedia* mit schwach speichernden Grundachsen. (E. Graebner. Nach der Natur.)

c) Im ganzen gleich **b**, aber die Ausläufer sind unterirdische, gestrecktgliedrige Niederblattsprosse von kurzer Lebensdauer, die nicht oder doch nur schwach als Reservestoffe speichernde Organe ausgebildet sind („Stolon-Rhizomen“ von Joh. Erikson).

Dieser Typus findet sich vorzugsweise im lockeren Humusboden der Wälder, z. B. *Asperula odorata, Circaea Lutetiana, Stachys silvaticus,* oder im Schlamm der Seen und an den nassen Ufern, z. B. *Phragmites communis, Equisetum limosum* (s. Fig. 59).

Einige Arten entwickeln am Ende der Ausläufer knollenförmig verdickte Speicherorgane von kurzer Lebensdauer („Kartoffel-Typus“). Auch die Ausläufer selbst leben kürzer als bei den zuerst genannten, z. B. *Solanum tuberosum* (Fig. 60), *Stachys tuberiferus, Trientalis europaea.* Hier auch die etwas abweichende *Adoxa moschatellina* (Fig. 61).



Fig. 60. *Solanum tuberosum.* Kartoffel mit Knollen; verkleinert. (Warming-Johannsen.)

Fig. 61. *Adoxa moschatellina* mit den knollenförmigen Speicherorganen. (E. Graebner; nach der Natur.)

Hier schließen sich auch Arten mit reicher Wurzelsproßbildung (z. B. *Linaria vulgaris*) an (vergl. Fig. 62 und Fig. 73, S. 180).

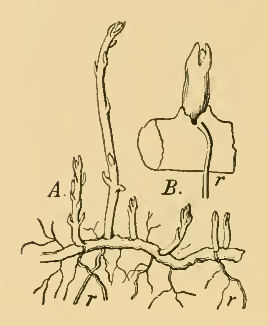


Fig. 62. Wurzelsprosse von *Linaria vulgaris*. *r* Seitenwurzeln, *A* natürliche Größe, *B* vergrößert. (Warming.)

d) Wandernde Grundachsen (Rhizome), d. h. horizontal wachsende, unterirdische, gewöhnlich kurzgliedrige Niederblattachsen, an welchen sich alljährlich gestrecktgliedrige Assimilationssprosse entwickeln. Die Grundachsen sind reich an Reservenahrung, daher oft dick und dauerhafter als die unter **c** erwähnten.

Beispiele: *Polygonatum multiflorum* (*P. Japonicum* Fig. 63).

e) Zwiebel- und Knollenpflanzen. Viele, besonders monokotyle Pflanzen haben in der Erde knollen- oder zwiebelartige Organe, welche zur Zeit der Ruhe mit Reservenahrung (Stärke u. a.) dicht gefüllt sind. Die Erneuerungsknospen, deren gewöhnlich nur eine oder einige sich entwickeln, treiben nach der Ruheperiode einen unverzweigten oder wenig verästelten, kurzlebigen Assimilationssproß. Mitunter gehen dabei die Speicherorgane vollständig zugrunde, an anderen Arten dauern sie

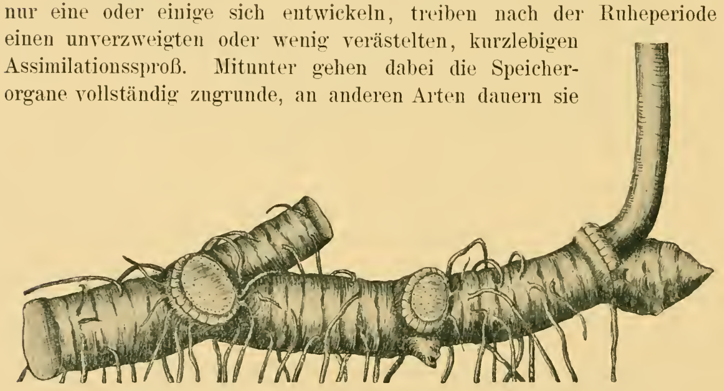


Fig. 63. *Polygonatum Japonicum*, Grundachse. $^1/_2$ natürl. Größe. (E. Graebner; nach der Natur.)

wenige Jahre[1]). Diese Lebensform kommt besonders in Steppen und Wüsten, dann aber auch in Laubwäldern vor. Das Gemeinsame in diesen sonst so verschiedenen Pflanzenvereinen ist nach Graebner bei den

[1]) Vergl. Irmisch; Raunkiär 1895—99; Graebner in Kircher-Loew-Schröter.

ersteren durch die Sommertrocknis, bei den Wäldern durch die Wurzelkonkurrenz der im Sommer stark verdunstenden Bäume gegeben.

Verschiedene morphologische Unterabteilungen lassen sich unterscheiden:

1. Stammknollen: Arten von *Corydallis* (Fig. 64).
2. Wurzelknollen: Ophrydeen, *Dahlia variabilis* (Fig. 65).
3. Zwiebel: Viele Liliaceen und Amaryllidaceen[1]) (Fig. 66).



Fig. 64. *Corydallis solida* mit Stammknolle. (E. Graebner; nach der Natur.)

11. Blattstauden. Die Assimilationsorgane sind vereinzelte Laubblätter, welche von unterirdischen, verzweigten Wandersprossen entwickelt werden. Beispiele: *Pteridium aquilinum*, *Aspidium (Phegopteris) dryopteris*, (*Anemone nemorosa*, mit laubblatttragenden Blütensprossen), *Aspidistra lurida.* Hierzu gehören, wie es scheint, hauptsächlich Waldpflanzen (Fig. 67).

[1]) Über die Lebensgeschichte von Stengelbulbillen vergl. Nakano 1910.

12. Rosettenstauden (mit nicht grasartigen Blättern). Kryptogame, dikotyle und seltener monokotyle, mehrmals fruchtende Kräuter, deren beblätterte Assimilationssprosse sehr kurz („stammlos") und kurzgliederig sind. Einige oder meist viele Laubblätter sind rosettenförmig angeordnet (Kap. 10, 11, 18, 23, 25). Viele hierher gehörige Arten sind immergrün.

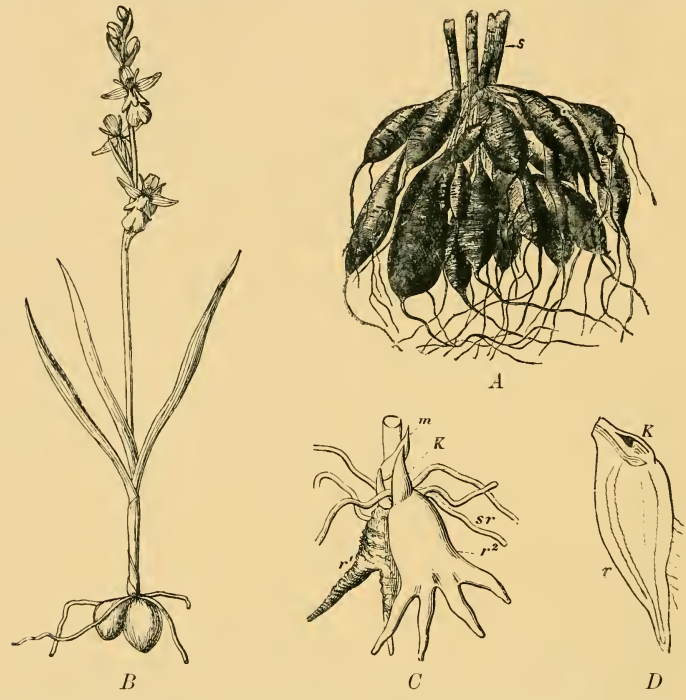


Fig. 65. Wurzelknollen. *A.* von *Dahlia variabilis*, Georgine (nach Straßburger). — *B. Ophrys.* — *C. Orchis maculatus* im Juni, mit r^1 der alten („Teufelshand") und r^2 der neuen Knolle („Christushand"), letztere bei *K* mit der Verjüngungsknospe, *sr* Saugwurzeln (1 : 1). — *D. Platanthera*, *K* Knospe (1 : 1). — (Nach Irmisch u. a.)

Die Laubblätter lassen sich in zwei Typen teilen:

a) Kurzgestielte Langblätter (*Taraxacum, Draba, Primula, Plantago lanceolata* u. a. Dikotylen (Fig. 68); unter den Monokotylen z. B. *Agave, Bromeliaceen*). (Die Gräser werden in eine besondere Gruppe gestellt, die Farnkräuter dagegen hierher.)

b) Langgestielte, breitere Blätter mit länglicher, kreisförmiger oder herzförmiger Spreite (*Soldanella, Verbascum phoeniceum, Adenostyles, Drosera rotundifolia, Cyclamen*).



Fig. 66. Zwiebelbildung bei *Lilium*. (Gezeichnet von Warming.)

Fig. 67. *Aspidistra*. Einzelstehende Laubblätter an Wandersprossen; verkleinert. (E. Graebner; nach der Natur.)

Fig. 68. *Plantago lanceolata* als Rosettenpflanze; verkleinert. (E. Graebner; nach der Natur.)

Stets sind nackte Knospen ausgebildet, selbst wenn die Laubblätter in der ungünstigen Jahreszeit absterben. In vielen Fällen sterben im Winter die alten Blätter ab, und in der Mitte der Rosette findet sich eine dicht geschlossene Knospe von jüngeren. Die Rosettensprosse haben



Fig. 69. *Campanula Carpatica* als Halbrosettenpflanze; verkleinert. (E. Graebner; nach der Natur.)

dicyklische bis pleiocyklische Entwicklung, d. h. sie bleiben ein bis mehrere Jahre in dem vegetativen Stadium erhalten, ehe sie blühen, fruchten und danach absterben; nur der allerunterste Teil des Sprosses bleibt lebendig. Nahe verwandt sind die dicyklischen und pleiocyklischen Hapaxanthen (Gruppe 8, 9). Bei einigen bleibt die Hauptwurzel erhalten, bei

anderen wird sie durch Nebenwurzeln ersetzt. Bei den am besten ausgeprägten Typen ist der blühende Stengel ganz ohne Laubblätter und bleibt stets unverzweigt (Blütenschaft); z. B. *Taraxacum*, *Plantago*-Arten, *Armeria vulgaris*, *Soldanella*, *Primula*-Arten, *Papaver nudicaule*, *Drosera rotundifolia* u. a. („Helrosetplanter“ s. „Ganzrosettenpflanzen“ bei Raunkiär). Fig. 65 *B*, 68, 72.



Fig. 70. Hochwald auf St. Jan, Dänisch-Westindien.
Chevalieria lingulata auf einem Stamme von *Spondias lutea*; die anderen Bäume sind *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Cupania (fulva?)*, *Melicocca bijuga*, dazwischen *Peperomia*. (Phot. Börgesen.)

Die rosettenbildenden Farnkräuter stellen eine etwas abweichende Gruppe dar.

Bei anderen Arten wächst die Rosette, sobald sie blühfähig wird, in einen laubblatttragenden, verlängerten Stengel aus, welcher nicht selten verzweigt ist. Die Laubblätter werden meist nach oben allmählich kleiner; die Größe der Spreite und die Länge des Stieles nimmt ab. Viele von den hierher gehörigen Pflanzen sind Hochstauden, welche eine Mittelstellung (als „Halbrosettenpflanzen“) zwischen den „Ganzrosettenpflanzen“ und den gewöhnlichen Stauden einnehmen, z. B. *Campanula*-Arten (Fig. 69).

Die Rosettenpflanzen finden sich gewöhnlich auf einem der Lichteinstrahlung voll offenen Gelände, und es finden sich sowohl solche von mesomorphem als von xeromorphem Bau, also solche mit geringem und solche mit starkem Verdunstungsschutz. Sie leben sowohl in den Polarländern und Hochgebirgen (Arten von *Saxifraga*, *Papaver*, *Draba* u. a.), als auf nährstoffreichem, lockerem Grasboden wie an anderen Orten der temperierten Länder (*Taraxacum*, Arten von *Plantago*, *Leontodon*, *Hypochaeris*) und ebenso auch in Hochmooren (*Drosera*, *Pinguicula*, *Sarracenia*, *Dionaea*), dann weiter sieht man sie in tropischen Wüsten (Typus



Fig. 71. *Saxifraga Brunonis*, typische Rosettenstaude mit oberirdischen, wieder Rosetten tragenden wurzelnden Ausläufern. (P. Graebner phot.)

der *Agaven*, *Aloë*) und an heißen Felsen in subtropischen und tropischen Gebieten (z. B. *Echeveria*, *Sempervivum*). Auch epiphytisch leben einige zu dieser Lebensform gehörige Arten in den Tropenwäldern (Bromeliaceen, *Astelia*) (Fig. 70), Rosetten vergl. Fig. 10, 11 S. 25, Fig. 23, 24 S. 45 und Fig. 68 S. 175.

Wie die Gruppe der pollakanthen Langstauden kann auch diese folgendermaßen eingeteilt werden:

a) Ohne Wandersprosse, oft mit bleibender Hauptwurzel (*Taraxacum*, Arten von *Draba*, *Papaver*, *Plantago*). Ein eigentümlicher Typus mit mehrjähriger Stammknolle wird repräsentiert z. B. durch *Cyclamen*,

Eranthis; ein anderer mit kurzlebender z. B. durch *Crocus*, *Arum*, *Amorphophallus*.

b) Mit oberirdischen Ausläufern, z. B. *Fragaria*, *Saxifraga flagellifera*, *Hieracium pilosella*, Arten von *Sempervivum* (Fig. 71).

c) Mit unterirdischen Ausläufern (Stolon-Rhizomen), z. B. *Pirola rotundifolia* (Fig. 72).



Fig. 72. *Pirola rotundifolia* mit unterirdischen Ausläufern. (E. Graebner; nach der Natur.)

d) Hieran schließen sich Arten mit reicher Wurzelsproßbildung (*Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense*, *Rumex acetosella*, Fig. 73).

e) Rosettenkräuter mit wandernden Grundachsen (Rhizomen), d. h. horizontalen, lang- bis kurzgliedrigen, unterirdischen, nahrstoffspeichernden Grundachsen, von welchen die assimilierenden Sproßteile ausgehen, z. B. *Iris pseudacorus*, *Struthiopteris Germanica*. Hierher muß auch der

Musa-Typus gerechnet werden, riesige, tropische Kräuter mit mehrjährigen, oberirdischen, aus zusammengerollten Blattscheiden gebildeten „falschen Stämmen".

Von den krautartigen, stammlosen Typen von Rosettenkräutern gibt es alle Übergänge zu den Rosettenbäumen (Schopfbäumen).

13. Pollak-anthe Kräuter der Grasform. Diese Pflanzen verdienen besonders hervorgehoben zu werden[1]), weil sie physiognomisch



Fig. 73. *Rumex acetosella,* Bitterling, mit zahlreichen Laubsprossen auf den wagerechten Wurzeln. (P. Graebner phot.)

so eigentümlich sind und weil ihre Rosetten so abweichend im Bau von denen der übrigen Stauden sind. Außerdem spielen die Gräser landschaftlich und geographisch eine sehr bedeutende Rolle. Der rasenförmige Wuchs wird durch die Kurzgliedrigkeit der Halme am Grunde bedingt, deren sich zahlreiche in den Achseln der Grundblätter entwickeln und die sich dann wieder nach demselben Schema (öfter mehrmals in einem Jahre) verzweigen können.

Die eigentümliche Physiognomie des Gramineentypus wird namentlich durch die bandförmigen bis ganz schmal linealischen Blätter hervorgerufen.

[1]) Vergl. Engler 1913, S. 173.

Die Sprosse sind sehr oft immergrün, da in diesem Falle nur die ältesten Blätter jedes Sprosses bei Annäherung der ungünstigen Jahreszeit (bei uns der Winter) gänzlich absterben. Die Knospen sind fast immer offen.

Zu diesem Typus gehören die allermeisten Gramineen, Cyperaceen und Juncaceen; etwas abweichend sind die Eriocaulaceen und Restionaceen.

Unterabteilungen lassen sich ähnlich wie bei 10 und 12 **a**, **b**, **c**, **d**, **e** unterscheiden.

a) Ohne Wandersprosse, z. B. *Aera caespitosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula multiflora*, *Eriophorum vaginatum*.

b) Mit oberirdischen Ausläufern: *Festuca thalassica (Glyceria maritima)*.

c) Mit unterirdischen Ausläufern (Stolon-Rhizomen): *Psamma (Ammophila) arenaria*, *Carex arenaria*, *Triticum repens*, *Eriophorum angustifolium*.

d) Mit kurzgliedrigen, wandernden, dauerhaften Grundachsen (Rhizomen), z. B. *Stipa tenacissima*, *Nardus stricta* (s. Fig. 118).

14. Halbsträucher (Holzstauden Drude; Suffrutices). Ziemlich niedrige (ca. 1/3—1 m hohe) aufrechte Pflanzen mit Langsprossen, welche oft immergrün sind. Die Stengel bleiben krautartig oder verholzen, besitzen aber auch dann meist mehr oder weniger krautartige und, wenigstens im Winter, auf größere oder geringere Strecken absterbende Spitzen. Der Typus umfaßt also Mitteldinge zwischen Kräutern und Gehölzen. Die Knospen sind offen, die Jahressprosse oft verzweigt.

Die Halbsträucher bilden eine mannigfaltige Gruppe mit sehr verschiedenen Anpassungserscheinungen der Sprosse an die durch die Verhältnisse des Standortes gebotene Lebenslage. In den Tropen, sowie in subtropischen Gebieten, leben viele niedrige, immergrüne Kräuter, z. B. Commelinaceen, die dieser Lebensform zuzurechnen sind, oder in den Wäldern höhere, dünnstengelige, in den älteren Stengelteilen mehr oder weniger verholzende Pflanzen mit mesomorphen Blättern, z. B. Acanthaceen, Rubiaceen, Verbenaceen, Piperaceen, Melastomataceen, *Fuchsia* usw.

In gemäßigten Klimaten gehören zu dieser Lebensform z. B. auch manche *Dianthus*-Arten (*D. caesius* usw.), deren reichverzweigte untere Stengelteile oft auf lange Strecken verholzen. (*Linnaea borealis*, Kriechpflanze, vergl. Fig. 74.)

In Steppen, Wüsten und Ländern mit Winterregen finden sich z. B. viele Labiaten (*Salvia*, *Lavandula*, *Thymus* u. a.) von diesem Typus. Dann weiter Kompositen (*Artemisia*-Arten), Verbenaceen, Euphorbiaceen, Gesneraceen, Leguminosen, Arten von *Genista* u. a.

Einen eigentümlichen Typus bilden die Schößlingssträucher[1]). Aus einem kleinen dem Boden anliegenden oder unterirdischen, verholzten Sproßverbande entspringen alljährlich aufrechte, verholzende Stengel, die im ersten Jahre nur Blätter tragen und erst im zweiten Jahre kurze, blühende Seitensprosse entwickeln. Nach der Fruchtreife stirbt das ganze Sproßsystem ab, ausgenommen kurze Knospen tragende Stücke im Boden oder an der Bodenoberfläche, von denen dann im nächsten Jahre die Verjüngerung ausgeht. Typus: *Rubus Idaeus*.



Fig. 74. *Linnaea borealis* in natürl. Größe. (Nach der Natur.)

15. Polsterpflanzen. Selbstassimilierende Landpflanzen mit oberirdischen, verzweigten, krautartigen oder mehr oder weniger verholzten, recht kurzgliedrigen, langsam wachsenden aber lange lebenden Langsprossen, welche mit kleinen, bei einigen sich dachziegelartig deckenden Laubblättern besetzt sind. Bei einigen hierher zu rechnenden Formen sind die Blätter an der Spitze der Stengel etwas rosettenförmig angeordnet. Sie bilden eine eigentümliche Form der Halbsträucher. Die Sprosse sind, wie bemerkt, verzweigt, und die einer Pflanze etwa von gleicher Länge, oder die seitlichen überragen die mittleren (aufrechten) allmählich an Länge. Dadurch, daß so viele fast an derselben Stelle aus dem Wurzelkopfe der bleibenden Hauptwurzel entspringen und nach allen Seiten ausstrahlen, werden halbkugelige oder mehr oder weniger flache, rundliche Polster gebildet, welche aus den lockeren oder dicht zusammengedrängten Sprossen gebildet sind. Die Zwischenräume

[1]) Drude 1896.

zwischen den einzelnen Sprossen eines solchen Polsters werden von den langsam welkenden und vermodernden Blättern ausgefüllt — „eine Füllmasse mit Schwammwirkung“ (Hauri). Die Knospen sind offen. Die Polster können lose und weich sein, sind aber bei einigen auch fest bis sehr hart.

Es gibt eine vollkommene Reihe von Übergangsformen von den kleinen, lockeren Polstern, welche sich z. B. bei Saxifragen und Cruciferen der Polarländer und Hochgebirge finden, bis zu den großen und harten Polstern der Azorellen, *Aretiastrum* usw., überleiten (Fig. 75). Die Azorellen können mehrere Meter im Durchmesser und 0,5—0,8 m Höhe erreichen.



Fig. 75. *Aretiastrum Aschersonii* (Valerianacee) von den Peruanischen Hochanden; sehr hartes und dichtes Polster; natürl. Größe. (Nach Weberbauer.)

Einige der hierher zu rechnenden Lebensformen sind Modifikationen von Halbsträuchern, die noch nicht erblich fixiert sind, andere kommen überall in derselben Tracht vor.

Die Arten gehören zu den verschiedensten Familien. Die Polsterform findet sich in Polargegenden (Cruciferen, Saxifragen, *Silene acaulis*, *Diapensia Lapponica*), Moose Fig. 76, in den Hochgebirgen der Alpen (Caryophyllaceen, Saxifragen, *Primula* u. a.), des Himalaya, und besonders reichlich in den balkanischen und vorderasiatischen Gebirgen (Primulaceen, wie *Dionysia* und *Aretia*, *Saxifragen*, *Caryophyllaceen* u. a.); ebenso lebt sie reichlich in den neuseeländischen Alpen (die Kompositen *Haastia* und *Raoulia*, Arten von *Veronica*, von *Aciphyllen* [Umbellifere] u. a.),

in den Anden[1]) und antarktischen Inseln (Umbelliferen wie *Azorella*, Arten von *Verbena*, *Juncaceen* wie *Distichia muscoides*).

Aber auch in Wüsten, Steppen und anderen heißen Gegenden mit stark erwärmtem Boden findet sich dieser Typus (*Anabasis aretioides* in der Sahara, *Centaurea spinosa* auf Tenedos, Fig. 77), holzige Polster in Südafrikas Wüsten; dann bildet er sich regelmäßig an stark windigen

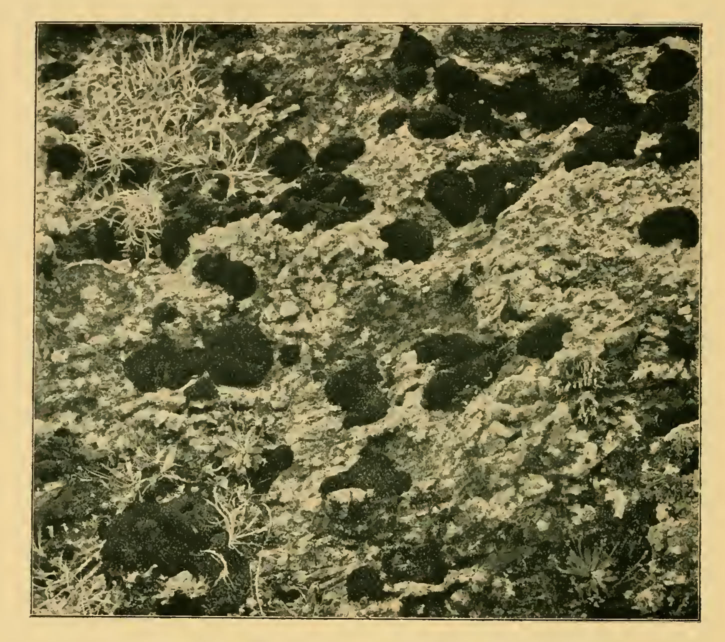


Fig. 76. *Grimmia maritima*; Strandfelsen auf Bornholm. (Warming phot.)

Standorten in der Nähe der felsigen Meeresküsten (Südwest-England, Bornholm, Fig. 76) und in Hochgebirgen oft aus an geschützten Orten mit nicht polsterartigen Gewächsen.

Über die verschiedenen Typen von „Polstern" und von „Kissen" siehe Hauri u. Schröter[2]) Die Aufgabe der Polster ist wohl meistens, die Verdunstung zu reduzieren und Wasser zu speichern.

---

[1]) Vergl. Weberbauer 1911.

[2]) Über Polsterpflanzen vergl. Goebel 1891; Lazniewski 1896; Diels 1896, 1905; Skottsberg 1906; Schröter 1904—8; Schenck 1908; Cockayne 1910, 1912; Hauri 1912 (dort weitere Litteratur); Hauri u. Schröter 1914.

16. Pflanzen mit Weichstämmen. Tropische Formen mit dicken, weichen, krautartigen oder wenig verholzten, wenigstens anfangs grünen, ausdauernden Stämmen. Die Knospen sind bei dieser Lebensform offen oder nur von dem Fußteile des zuletzt entfalteten Blattes umschlossen; gewöhnlich ist nur eine geringe Verzweigung bemerkbar. Die Blätter sind oft groß und meist mehr oder weniger mesomorph gebaut. In tropischen Wäldern und Sümpfen, auch epiphytisch. Namentlich Araceen.

Die epiphytischen Orchideen mit oder ohne Knollenstämme schließen sich hier an (Fig. 78).



Fig. 77. Aus Tenedos. Die grauen Polster sind von *Centaurea spinosa* gebildet; die dunklen Flecken sind *Poterium spinosum*. (Phot. S. Palitzsch.)

17. Stamm-Sukkulenten (Kaktusform). Die Stengel sind krautartig oder mehr oder weniger verholzt, meist grün, saft- und fast stets schleimreich, unverzweigt oder mit wenigen dicken Ästen, ohne oder doch mit sehr reduzierten Laubblättern, öfter dornig (Fig. 79, 81).

Die Knospen sind sehr klein, gewöhnlich eingesenkt und durch Haare oder haarartige Stacheln (Glochiden) geschützt.

Viele verschiedene Formen der Tracht und Größen lassen sich innerhalb dieser Lebensform unterscheiden: säulenförmige bis kugelförmige, solche mit flachen Stengeln oder langen zylindrischen; einige haben sogar kletternde oder schlingende Stengel.

Die Stammsukkulenten sind an heiße Klimate mit langer Trockenzeit und wasserarmen Standorten (Steppen, Wüsten, Felsen, Bäume) angepaßt. Besonders: *Cactaceae*, *Stapelia*, Arten von *Euphorbia*[1]) Fig. 79.

[1]) Goebel 1891.

Echte Gehölze; die oberirdischen Stengel verholzen stark und sind mehr- bis vieljährig. Es gibt sowohl immergrüne, wie sommergrüne. Bei weitem die meisten haben Langsprosse und sind mehr oder weniger stark verzweigt, sie haben eine große Zahl von oft kleinen bis mittel-



Fig. 78. Orchideen mit Knollenstämmen. *A. Coelogyne Sanderae, B.* u. *C. Dendrobium inaequale.* Natürl. Größe. (Nach Kränzlin.)

großen Blättern (Sträucher, Wipfel[Kronen-]bäume). Andere haben kurzgliederige Sprosse; ihre Blätter sind meist groß und gewöhnlich mehr oder weniger rosettenförmig angeordnet (Schopfbäume). Die Verholzung dient wohl besonders dazu, Widerstand gegen Austrocknung zu leisten.

Hierzu muß auch der eigentümliche Typus der Bambusen gerechnet werden.

18. Dikotyle Sträucher und Zwergsträucher. Niedrige gymnosperme und dikotyle Typen mit aufrechten, vom Grunde ab und gewöhnlich reich verzweigten, verholzten, vieljährigen Stengeln. Viele verschiedene Sproß- und Blattanpassungen kommen hier vor; die Sprosse sind mesomorph, pinoïd, ericoïd, equisetoïd, salicornioïd, usw., die Blätter mesomorph, sukkulent, nadelförmig, schuppenförmig usw. Speziell hervorzuheben wäre noch die Lebensform der Dornsträucher.

In allen Gegenden der Erde und allen Klimaten ist diese Lebensform verbreitet. Hier schließen sich an:



Fig. 79. *Euphorbia meloformis,* typischer Stammsukkulent der Kaktusform. (Nach Goebel.)

Zwergsträucher (Fruticuli) sind Holzpflanzen von sehr niedrigem Wuchs, gewöhnlich werden sie nur 20—50 cm hoch. Die Stengel sind oft unregelmäßig gekrümmt. Sproßbau und Knospenschutz sind je nach den Standorten sehr verschieden. Die meisten haben keine Wandersprosse: *Calluna vulgaris*; dabei gewöhnlich eine starke bleibende Hauptwurzel; andere bilden unterirdische Wandersprosse aus, z. B. *Vaccinium myrtillus* (laubwechselnd), *V. vitis Idaea* (immergrün). (*Empetrum* gehört zu den Kriechpflanzen.)

Eine eigentümliche Strauchform ist der Loranthaceentypus (Drudes Holzparasiten), das sind immergrüne Sträucher, die auf Holzpflanzen schmarotzen. Knospenschuppen sind meist nicht vorhanden (Ausnahme *Loranthus Europaeus*, *Viscum album*). Hierzu gehören Loranthaceen und *Myzodendron*.

19. Monokotyle Sträucher. Hier lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden: Die Grasform (Bambusform) und die Rohrpalmenform.



Fig. 80. Bambusengruppe im Botanischen Garten zu Buitenzorg. (Phot. Hj. Jensen.)

a) Die Bambusform. Aus einer horizontalen unterirdischen Grundachse entspringen oft in großer Menge verholzende, mehrjährige,



Fig. 81. Catinga in der Provinz Bahia, in der Mitte ein typischer Tonnenstamm. (Nach Martius.)

oft mächtige Stengel mit vielen in den Blattachseln stehenden Seitensprossen (Bambuseen, ähnlich *Arundo donax*). Für viele Arten gilt es, daß die Gebüsche, wenn sie nach einer Anzahl von Jahren zum ersten Male geblüht haben, gänzlich absterben (viele Bambuseen usw.). Vorzugsweise tropische Arten gehören hierher, welche mächtige Gebüsche bilden können; vergl. z. B. Fig. 80.

Etwas abweichend sind andere Grastypen wie *Saccharum officinarum*, *Phragmites communis* u. a. mit kurzer, bis einjähriger Stengeldauer der oberirdischen Sprosse. *Phragmites* könnte deshalb auch zu den Kräutern mit Langsprossen und unterirdischen Wandersprossen gestellt werden.

b) Typus der Rohrpalmen (Drude); hierzu gehören viele niedrige und dünnstengelige dabei ziemlich gestrecktgliederige Palmen, die an einer unterirdischen Wandergrundachse entspringen. Durch sie werden kleine Gebüsche gebildet (*Raphis*, *Chamaedorea*).

20. Wipfel(Kronen-)bäume. Koniferen und Dikotyledonen. Gehölze mit reich verzweigter aus Langsprossen gebildeter Krone, die sich alljährlich vergrößert. Hand in Hand mit der Ausbildung dieser Tracht geht bei fast allen ein regelmäßiges Dickenwachstum des Stammes, welches dem Stamme eine der zunehmenden Last der Krone entsprechende Festigkeit verleiht. Sowohl immergrüne als laubwerfende Arten gehören zu dieser Lebensform. Knospenschutz, Sproßform und Blattform sind äußerst verschieden und zwar teils aus phylogenetischen, teils aus ökologischen Ursachen (wie bei den Sträuchern können die Blätter z. B. sukkulent, pinoid, ericoid, sklerotisch usw. sein; siehe weiteres später; vergl. Kap. 25).

Die Baumformen d. h. ihre Tracht ist übrigens nach den ökologischen Verhältnissen, unter denen die einzelnen Arten leben, sehr verschieden (Krummholzform u. a.).

Eine eigentümliche Form sind die Tonnenstämme. Bäume mit unverhältnismäßig dicken, mehr oder weniger tonnenförmig angeschwollenen Stämmen und geringer Verzweigung der Krone. Das Holz ist sehr weich und wasserreich. Der Typus stellt eine Anpassung an sehr trockene Klimate dar (Bombacaceen in den trockenen Catingas von Brasilien, *Adansonia* in den Savannen Afrikas, *Dendrosicyos*; Fig. 81).

Eine andere eigentümliche Form ist die Mangrovenform mit vielen Luftwurzeln, welche bogenförmig nach abwärts wachsen und sich oft auch strahlenförmig verzweigen, um dadurch den Stamm in den Schlamm befestigen. Abbildungen siehe in Kap. 47.

Zwergbäume finden sich namentlich in der Nähe der Baumgrenze im arktischen Gebiete und den Hochgebirgen. Meist werden sie durch die klimatischen Verhältnisse niedrig gehalten und sind dann nicht



Fig. 82. Tal mit baumartigen Vellozien; Morro do Gravier (Staat Minas Geraës). (Nach Martius.)

erblich fixiert. Auch in den Halbwüsten und Steppen sind solche Formen nicht selten.

21. **Schopfbäume.** Immergrüne Bäume mit kurzgliedrigem, unverzweigtem oder doch nur wenig verästeltem Stamme. Die Blätter sind am Ende der Stämme und Äste meist dicht rosettenartig gedrängt, und zwar gewöhnlich zu wenigen, an Zahl aber öfter besonders groß und kräftig. Ihre Anzahl bleibt annäherungsweise die gleiche; wenn neue Blätter sich entwickeln, werden etwa in derselben Anzahl alte abgeworfen. Die Knospen sind offen. Es lassen sich drei Haupttypen unterscheiden.

a) Palmenform. Stämme sehr selten verzweigt, ohne oder mit schwachem sekundärem Dickenwachstum. Blätter sehr groß und geteilt. Farnbäume, Cycadeen, Palmen (Bewohner besonders der Tropen, Fig. 81). Merkwürdige Ausnahmen sind die hapaxanthen Palmen, so *Corypha umbraculifera.*

b) Liliaceenbäume. Stämme mehr oder weniger verzweigt mit dicken, plumpen, wenig verästelten Zweigen. Einige sekundäres Dickenwachstum von ungewöhnlicher Art. Die Blätter sind wie bei den gewöhnlichen Liliifloren linealisch und ungeteilt, meist von xeromorphem Bau (daher sukkulent oder lederartig). Bewohner besonders von tropischen und subtropischen Steppen und Halbwüsten (*Aloe*, *Yucca*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Xanthorrhoea*, *Vellozia* Fig. 82, *Pandanus*).

c) Strelitzia-Form. Der Stamm ist stets unverzweigt und trägt einen zweizeiligen Blattschopf von Scitamineen-Blättern (*Ravenala*, Fig. 83; *Strelitzia*).

Von allen den genannten baumförmigen Typen kommen niedrige, bis fast stammlose Formen vor (Zwergbäume).

22. **Kriechpflanzen.** Die Assimilationssprosse sind plagiotrop, horizontal auf der Erde niederliegend, oder den Bäumen und Felsen dicht angedrückt. Die Blätter stehen sehr oft zweizeilig mit zur Anheftungsfläche horizontalen Spreiten. Die Stengelglieder sind gewöhnlich gestreckt, bei einigen aber auch kurz. In einigen Fällen sind die Blüten oder Blütenstände blattachselständig und kurz, in anderen entstehen sie auf kurzen aufrechten Laubsprossen von oft kurzer Lebensdauer.

Recht viele verschiedene Typen sind hier zu unterscheiden. Es gibt niederliegende, nicht wurzelnde Formen (formae procumbentes), und solche, die durch Wurzeln an den Boden angeheftet sind (f. repentes). Die letzteren finden sich besonders auf feuchtem Boden, und durch Absterben der ältesten Sproßteile werden die Seitenzweige frei, und neue Individuen werden dadurch selbständig.

Viele hierhergehörige Arten sind Kräuter (*Lycopodium clavatum; Lysimachia nummularia; Hydrocotyle vulgaris; Menyanthes trifoliata; Ipomoea pes caprae*). Andere sind holzig (Spaliersträucher) z. B.



Fig. 83. *Ravenala Madagascariensis*, Baum der Reisenden. (Nach K. Schumann.)

Arctostaphylos uva ursi (immergrün), *A. alpina* (sommergrün), *Empetrum. Vaccinium oxycoccus*, *Linnaea borealis* Fig. 74, *Dryas*. Die überwinternden Knospen sind nackt oder mit Knospenschuppen bedeckt. Vergl. Fig. 22.

Die Blätter gehören hauptsächlich drei Formen an.

1. Die Nummularia-Form. Die Blätter sind kreisrund, sitzend oder sehr kurz gestielt (*Lysimachia nummularia* Fig. 84, *Marcgravia* Fig. 50 S. 159, Epiphytische Araceen u. a., *Jungermannia* unter den Moosen).

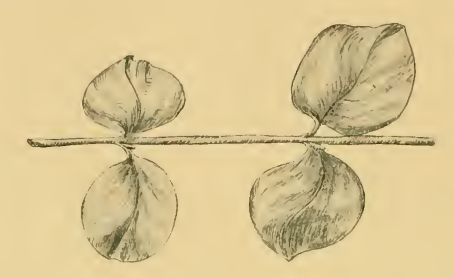


Fig. 84. *Lysimachia nummularia.* (E. Graebner; nach der Natur.)

2. Langgestielte Rundblätter. Typus: *Hydrocotyle vulgaris* (Fig. 85; Stengel auch unterirdisch), *Menyanthes*, *Calla palustris*[1]).

3. Die Lycopodien-Form. Die Blätter sind linienförmig, aus breitem Grunde langsam verschmälert, allseitig, in vielen Parastichen (Fig. 86).

Vergl. übrigens S. 42—47.

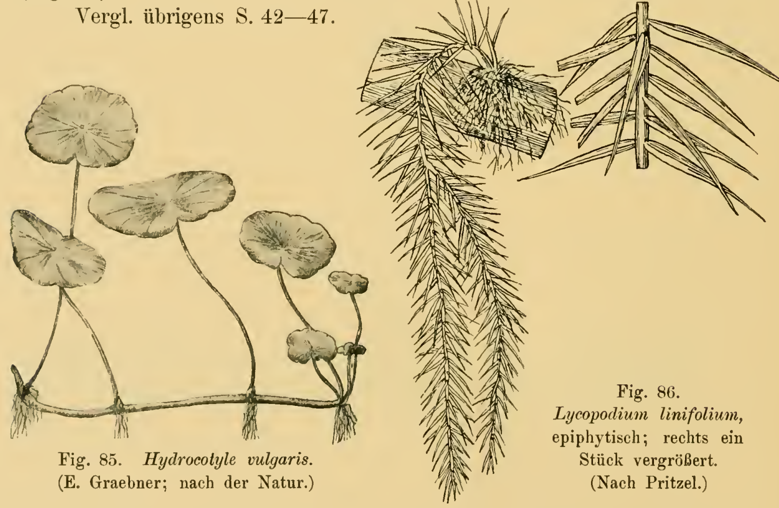


Fig. 85. *Hydrocotyle vulgaris.* (E. Graebner; nach der Natur.)

Fig. 86. *Lycopodium linifolium*, epiphytisch; rechts ein Stück vergrößert. (Nach Pritzel.)

[1]) Über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen, die vielfachen Lebensformen angehören und einander oft sehr ähnlich sind vergl. R. Bitter 1897.

Kap. 23. **Ökologische Anpassung (Epharmonie) der Lebensformen**

In den vorhergehenden Kapiteln wurden die Grundformen des Lebens besprochen. Wir müssen jetzt die einzelnen Anpassungen derselben an die ihnen gebotene Lebenslage betrachten.

In der Übersicht über die Grundformen des Lebens spielt das Wasser eine hervorragende Rolle. Wir müssen hier nun näher auf diese seine Bedeutung sowohl für die äußere Form als für den inneren Bau der Pflanzen eingehen. Zunächst sei auf das in Kap. 4, 9 und 20 über das Wasser als ökologischer Faktor Gesagte hingewiesen (vergl. S. 156).

Pindars Wort: ἄριστον μὲν ὕδωρ, frei übersetzt: das Wasser ist der wichtigste Faktor, gilt vollständig für das Leben und die Formverhältnisse der Pflanzen. Daß das Wasser ebenso nebst dem Nährstoffgehalt des Bodens eine Ausschlag gebende Rolle für die Bildung der Pflanzenvereine und ihre Verteilung auf der Erde spielt, wird später besprochen werden (Abschnitt 4).

Das Wasser hat auch in der Abstammungsgeschichte des ganzen Pflanzenreichs eine entscheidende Rolle gespielt[1]).

Hier kann auch an die Rolle erinnert werden, die das Wasser in dem Haushalte der ganzen Natur spielt, indem die Prozesse der Fäulnis und der Humusbildung durch Feuchtigkeit befördert werden; die Mikroorganismen, die diese Prozesse bewirken, brauchen Wasser, und dort wo es besonders in dichten Böden zu viel ist, wo es die Poren verstopft, entzieht es die Luft und verhindert dadurch oft z. B. Verwesungspilze am Herrschen[2]).

Auch im Menschenleben zeigt sich die Bedeutung des Wassers für die Pflanzen. Die Geschichte zeigt, in welchem Grade die Wohlfahrt der Länder (Dichtigkeit und Reichtum der Bevölkerung) ans Wasser gebunden ist. In Asien z. B. war die Zivilisation von jeher auf die Gegenden beschränkt, wo ein stark bewässerter Boden das Leben von Menschen sicherte; der Rückgang an Bevölkerung und Fruchtbarkeit in den ältesten Kulturländern steht mit einem Rückgang an Wasserreichtum in Verbindung, mit dem Austrocknen von Quellen, Flüssen und Seen. In Algier geht die Bevölkerungsdichtigkeit fast parallel mit der Menge der Niederschläge (Dehérain). Wassermangel ist der Faktor im Pflanzenleben, dem der Mensch am meisten hilflos gegenüber steht. Koopmann hat in Turkestan nur durch Bewässerung aus öden Steppen üppige Gärten geschaffen (Ausnahme: Heidegebiete mit großer Feuchtigkeit und geringer Vegetation; vgl. unten).

[1]) Vergl. Bower, Origin of a landflora; Graebner 1909.

[2]) Vergl. Graebner 1898—1910.

Zeichnet sich ein Klima durch Periodizität mit großen Extremen in den Niederschlägen aus, so wird nicht die Regenzeit für den Charakter der Vegetation entscheidend, sondern die trockene Zeit, selbst wenn sie von kurzer Dauer ist. Sogar in den Alpen gibt die kurze Zeit starker Verdunstung der Vegetation ihr Gepräge, selbst wenn der ganze übrige Teil des Jahres triefend naß ist (Kerner).

Es ist sicher richtig, daß die besonderen Eigentümlichkeiten eines Standortes durch das Zusammenwirken der verschiedensten Faktoren hervorgebracht werden, durch solche des Bodens wie des Klimas. Man darf keinen derselben vernachlässigen, will man die gesamte Eigenart des Standortes und damit des Pflanzenvereins verstehen; meist wird die Änderung eines einzigen Faktors eine völlige Veränderung der Pflanzenzusammensetzung in der Folge haben. Namentlich der Nährstoffgehalt des Bodenwassers oder was formationsbiologisch oft fast auf dasselbe hinausläuft, die Menge von Nährstoffen, die die Pflanzen an dem Standorte in für sie verbrauchbarer Form während der klimatisch für sie günstigen Vegetationszeit entnehmen und verarbeiten können (vergl. Heide), spielen für die Verteilung der Vereine eine große Rolle[1]). Der Wassergehalt ist aber auch von ausschlaggebender Bedeutung für die Ausbildung der Lebensformen, der anatomischen und physiognomischen Anpassungen der Pflanzen usw. — Als Grundsatz kann daher aufgestellt werden:

Der Wasservorrat, der den Pflanzen zur Verfügung steht, die Wasserzufuhr und damit zusammenhängend die Regulierung der Verdunstung sind die Faktoren, welche die größten Verschiedenheiten in der Form und überhaupt im ganzen Leben der Pflanzen hervorrufen.

Wie wir in Kap. 20 sahen, gibt es eine große Gruppe von Pflanzen, die untergetaucht im Wasser leben oder höchstens Schwimmblätter an der Luft hervorbringen. Dies sind die Wasserpflanzen oder Hydrophyten; sie werden in dem folgenden Kap. 31 und im 4. Abschnitt besprochen.

Im Gegensatze zu ihnen können die anderen Luftpflanzen (Aerophyten) oder Landpflanzen genannt worden. Sie sind alle der Verdunstung ausgesetzt. Zunächst lassen sich unter ihnen zwei Gruppen unterscheiden, die eine mit meist niedrig organisierten Pflanzen, welche stark eintrocknen können, aber Wasser und bisweilen vielleicht auch Wasserdampf durch ihre ganze Oberfläche einzunehmen vermögen (vergl. S. 52 und Gruppe 2 und 4, S. 156 und 158). Das sind die moosartigen (muscoïden) Pflanzen und die Flechten (Lichenen), dazu auch die Luftalgen.

Die zweite Gruppe wird repräsentiert durch die höher organisierten Landpflanzen, Gefäßpflanzen, welche das Wasser durch Wurzeln aus

[1]) Vergl. Graebner 1898—1910.

dem Boden aufnehmen und nur ausnahmsweise durch die oberirdischen Organe (vergl. S. 156 und Kap. 28).

Der Boden kann, um Schimpers[1]) Ausdrücke zu gebrauchen, physikalisch oder physiologisch trocken sein:

Physikalische Trockenheit. Der Boden ist physikalisch trocken, wenn er nur sehr wenig oder gar kein freies Wasser (also nicht chemisch, kristallinisch usw. gebundenes) enthält. Dies ist der Fall:

1. An der Oberfläche von Felsen oder Steinen, die mit Pflanzen besetzt sind; diese bilden den Verein der Felsbewohner (lithophilen Pflanzen).

2. Auf sandigen Böden, die so hoch über dem dauernden Grundwasserstande liegen, daß dieses auf den Pflanzenwuchs keinen Einfluß ausüben kann, und die wegen ihres starken Filtrations- (s. S. 83, 106) und Austrocknungsvermögens in den trockenen Jahreszeiten sehr stark ausdörren. Auf diesen Böden wachsen Sandpflanzen-Vereine (psammophile Gewächse). Durch die grobsandigen und kiesigen Standorte führen diese zu denen auf steinigem Boden über.

Hierher müssen auch die Epiphyten gerechnet werden, welche fast alle bestimmte Anpassungen für ihre Wasserversorgung zeigen (vergl. Kap. 35).

Physiologische Trockenheit. Der Boden ist physiologisch trocken, wenn er zwar einen großen Wassergehalt besitzt, der aber den Pflanzen nur zum geringen Teile zur Verfügung steht, oder der nur mit Schwierigkeiten von den Wurzeln aufgenommen werden kann. Entweder kann es daran liegen, daß der Boden das Wasser sehr fest hält (vergl. Torf, S. 109), oder auch, daß die osmotische Kraft der Wurzeln herabgedrückt wird, wie es z. B. durch stärker konzentrierte Lösungen mancher Stoffe im Boden geschieht. — Dies kann z. B. der Fall sein, wenn:

1. Der Boden reich an freien Humussäuren ist, oder sonst andere Lösungen von solchen chemischen Stoffen vorhanden sind, die eine ähnliche spezifische Wirkung auf die Pflanzen ausüben[2]).

2. Der Boden reich ist an wasserlöslichen Salzen, am häufigsten Kochsalz, welches durch seine Anwesenheit die eigentümliche Lebensform, welche man Salzpflanze (Halophyt)[3]) nennt, hervorbringt.

3. Endlich kann langsame Durchlüftung des Bodens, also Mangel an Sauerstoff oder Überschuß an Kohlensäure, die Wurzeln an der kräf-

[1]) Schimper 1898.
[2]) Vergl. Livingston 1904 und die Arbeiten von Dachnowski.
[3]) Von ἅλς, Salz und φυτόν, Pflanze.

tigen Wasseraufnahme hindern. Dieses ist in den meisten sauren Böden der Fall und muß als Hauptursache der physiologischen Trockenheit derselben angesehen werden.

Xerophyten oder xerophile, trockenheitliebende Pflanzen werden diejenigen Pflanzen genannt, welche an ein Leben auf einem Boden und in einer Luft angepaßt sind, die äußerst troken sein kann (Xerophyta, Schouw 1822, von ξηρός, trocken, und φυτόν, Pflanze).

Die Xerophyten bilden den stärksten Gegensatz zu den Wasserpflanzen, den Hydrophyten. Es werden hierher alle Pflanzen gerechnet, die morphologisch oder anatomisch xeromorph ausgestaltet sind, oder auch nur durch Beschaffenheit des Protoplasmas oder eines anderen Zellinhalts besonders befähigt sind, eine mehr oder weniger lange dauernde Trockenheit zu ertragen. Eine kurze, aber periodisch eintretende starke Verdunstung prägt die Vegetation xeromorph aus, selbst wenn sie den ganzen übrigen Teil des Jahres triefend naß ist[1]).

Auch die Salz-Landpflanzen (Halophyten) sind eine Form von Xerophyten, wie Wiesner, Schimper und Clements[2]) hervorheben.

Die Xerophyten sind auf sehr verschiedene Weise ausgerüstet, um eine starke Trockenheit auszuhalten. Einige, wie die Flechten, die meisten Moose und Algen haben gar keinen anatomisch ausgeprägten Trockenschutz. Die Anpassung dieser Pflanzen an extreme Trockenheit muß in gewissen Eigenschaften des Zellinhaltes gesucht werden, teils in denen des Protoplasmas selbst, teils in der Gegenwart anderer Inhaltsstoffe (z. B. fettes Öl bei *Selaginella lepidophylla*).

In der Regel ertragen die Pflanzen und Pflanzenteile, Samen und Sporen ausgenommen, jedoch eine so starke Austrocknung nicht, weshalb einjährige, kurzlebige Pflanzen in eine Wüstennatur gut hineinpassen, wo die Regenzeit kurz, die trockene Zeit lang ist.

Diejenigen Landpflanzen aber, welche eine minder starke Trockenheit lieben, die Boden und Luft von mittlerer Feuchtigkeit bewohnen, dabei einen Boden, der sich auch nicht durch starken Salzgehalt auszeichnet, können Mesophyten genannt werden (Mesophyten, Warming 1895, von μέσος, mitten, mittlerer und φυτόν, Pflanze). Der von den Mesophyten bewohnte Boden darf auch nicht im höheren Maße sauer oder kalt sein; meist ist er gut durchlüftet und dann auch reich an Nahrung, gewöhnlich enthält die Oberkrume auch alkalisch reagierenden Humus oder andere organische Bestandteile. Die Mesophyten leben in sehr verschiedenen Klimaten, sowohl nahe den Polen, als nahe dem Äquator, nur dürfen sie nie der Gefahr einer länger dauernden Trockenperiode ausgesetzt sein. Die solchen Verhältnissen angepaßten Arten sind

---

[1]) Kerner 1869

[2]) Wiesner 1889; Schimper 1891, 1898; Clements 1904—1907.

meist schlank gebaut, haben ziemlich dünne Blätter, kurz, zeigen nicht diese ausgeprägten Einrichtungen zur Regulierung der Verdunstung, wie sie für die Xerophyten beschrieben werden, sie stehen also in ihrem anatomischen Bau usw. zwischen den Hydrophyten und Xerophyten[1]; sie sind meist (Ausnahme z. B. Coniferen) mesomorph gebaut.

Selbstverständlich gibt es unzählige Mittelformen zwischen diesen Gruppen, und es wird in vielen Fällen äußerst schwierig sein, einen bestimmten Pflanzenverein zu einer bestimmten Gruppe zu stellen, so daß dieses oft von der individuellen Meinung abhängen muß. Aber dieses gilt für jede andere Einteilung und ist unvermeidlich, besonders solange die Ökologie der Vegetationen wissenschaftlich so wenig, wie es jetzt der Fall, untersucht ist.

Wollen wir einen tieferen Einblick in den Haushalt einer Pflanze haben, so müssen wir das Verhältnis zwischen der Wasserversorgung und dem Wasserverbrauche zu den verschiedenen Jahreszeiten kennen; aber man ist weit entfernt, hierüber etwas Näheres zu wissen, und hat nur für einzelne Arten, namentlich für Kulturpflanzen und Waldbäume, einige sichere Daten gewonnen. Neuerdings haben sich besonders amerikanische Forscher mit diesen Fragen beschäftigt.

24. Kap. **Anpassungen der Landpflanzen**

Die Landpflanzen unterscheiden sich sehr wesentlich von allen Wasserpflanzen sowohl in der äußeren Tracht als im inneren Aufbau. Durch die unmittelbare Berührung mit der atmosphärischen Luft sind namentlich die Assimilationsorgane der Verdunstung ausgesetzt und müssen deshalb in eigenartiger Weise an diese Verhältnisse angepaßt werden.

Die **Regulierung der Transpiration** der Pflanzen scheint der Faktor zu sein, der in die Pflanzenformen und das Pflanzenleben mit am tiefsten eingreift und ihnen neben der relativen Menge der vorhandenen Nährstoffe das stärkste Gepräge aufdrückt. Ist die Verdunstung stärker als die Wasserzufuhr, so welkt die Pflanze, und dieses wirkt auf die allerwichtigsten Lebensprozesse ein, selbst wenn es nicht so weit geht, daß die Pflanze getötet wird (vergl. auch Kap. 4).

Die Transpiration ist ein physiologischer Prozeß (Abgabe von Wasserdampf an die Luft), der von zweierlei Faktoren abhängt: 1. von inneren, d. h. solchen, die in dem besonderen Bau und dem augenblicklichen

---

[1]) Zu den angewandten Ausdrücken Hydrophyten, hydrophil, Xerophyten, xerophil, Halophyten, halophil, Mesophyten, mesophil sei bemerkt, daß durch die Endung phyt hier die Pflanze selbst, durch die Endung phil eine Eigenschaft bezeichnet wird, aber nicht ein geringerer Grad der betreffenden Eigenschaft (die Halophilen z. B. sind nicht weniger ausschließlich Salzpflanzen als die Halophyten).

Zustande der Pflanze liegen, und 2. von äußeren Faktoren oder den umgebenden Naturverhältnissen.

Was die inneren Faktoren betrifft, so hängt die Transpiration natürlich von der Größe der verdunstenden Fläche ab, und da es bei den Pflanzen besonders die Laubblätter sind, wodurch die Verdunstung vor sich geht, so sind es vor allen Dingen die Größe und die Dicke der Blätter wie auch die Entwicklung des ganzen Lichtsprosses, wovon die Größe der Transpiration abhängt; ferner wird sie von der Beschaffenheit der Epidermis beeinflußt (Cuticula, Wachs, Kork, Haare, Spaltöffnungen). Der Laubsproß gibt, wenn er richtig verstanden wird, die deutlichsten Zeugnisse über die Naturverhältnisse, unter denen die Pflanze aufgewachsen ist (2. Kap., S. 21 ff.). Und am vegetativen Sproß sind es besonders die Laubblätter, welche die größte Mannigfaltigkeit zeigen und am deutlichsten die Epharmonie der Pflanze abspiegeln. Ferner ist die Natur der Wurzeln ein Faktor; je größer die aufsaugende Fläche ist, desto mehr Wasser wird in derselben Zeit aufgenommen werden können; je tiefer die Wurzeln hinabdringen, desto mehr Sicherheit gibt es dafür, daß die Wasserversorgung zur Trockenzeit nicht unterbrochen werde.

Die äußeren Faktoren wurden schon im ersten Abschnitte behandelt; es sind namentlich das Licht (2. Kap.), das Sättigungsdefizit der Luft (4. Kap.), die Luftbewegungen (5. Kap.), die Beschaffenheit, namentlich die Wassermenge des Nährbodens (9. Kap.) und die Konzentration; eine zu starke Lösung der Nährsalze setzt die Verdunstung herab. Häufig werden durch auf weite Strecken wirkende klimatische Faktoren die Bodenverhältnisse wesentlich beeinflußt[1]) (z. B. Humusbildungen in den Heidegebieten).

Die Anpassung der Landpflanzen schreitet zur Ermöglichung des Lebens in der unmittelbaren Berührung mit der Luft etwa in folgender Weise fort:

1. Einschränkung des Wasserverlustes, d. h. Regulierung der Verdunstung.
2. Vermehrung resp. Erleichterung der Wasseraufnahme, d. h. Entwicklung besonderer Organe zur Wasserabsorption.
3. Einrichtungen zur Wasserspeicherung, d. h. Entwicklung besonderer Wasserspeicherapparate.

In den folgenden drei Kapiteln sollen diese Anpassungen besprochen werden und in einem folgenden eine Darstellung von einigen bestimmten Charakterzügen im anatomischen Aufbau und besonderen Lebensformen der Landpflanzen gegeben werden, deren Nützlichkeit für die Pflanzen

---

[1]) Vergl. auch Clements 1905.

nicht immer physiologisch klar ist, obgleich die Tatsache ihrer unmittelbaren Beziehungen zu einem trockenen Standorte außer Zweifel ist.

Zu Beginn sei bemerkt, daß der Grad der Anpassungen der Landpflanzen an das Leben an der Luft ungeheuer verschieden sein kann, je nachdem die äußeren Lebensbedingungen mehr oder weniger extrem sind, wie soeben erwähnt (Kap. 23).

25. Kap. **Regulierung der Verdunstung**

In der neueren Zeit wurden vielfach Versuche gemacht, um die Stärke der Transpiration der Pflanzen im Freien genauer zu bestimmen, z. B. von Livingston, Gleason und Gates, Hesselman, Yapp, Fuller, Dachnowski.

Die Höhe der Verdunstung wird in hohem Grade von der verschiedenen Natur der Pflanzenvereine bedingt. In den verschiedenen Schichten desselben Pflanzenvereins (z. B. über und unter den Baumkronen) kann sie sehr verschieden sein. Für das Verständnis des Baues der einzelnen Pflanze und des gesamten Vereins sind solche Untersuchungen von der allergrößten Bedeutung.

Die Regulierung der Transpiration resp. Beleuchtung (in diesem und den beiden folgenden Kapiteln) und ihre Einschränkung in trockenen kritischen Zeiten wird besonders bei den Xerophyten durch folgende Mittel besorgt:

Kap. 25:

A. Der anatomische Bau reguliert die Verdunstung.

B. Die Verminderung der verdunstenden Oberfläche, entweder durch Bewegungen (Faltungen usw.) oder durch Verkleinerung der Oberfläche der Blätter oder Stengel, welche stets in der charakteristischsten Weise den herrschenden Verhältnissen des Standorts angepaßt sind.

I. Periodische Oberflächenverminderung (S. 214).

II. Bewegungen der Blätter und Stengel (S. 217).

III. Dauernde Verkleinerung von Laubblatt und Laubsproß. Eigentümliche Blatt- und Sproßformen (S. 218).

C. Bekleidung mit besonderen Schutzorganen, wie z. B. Haaren, bedeckenden oft dachziegelartig gelagerten Blattorganen oder ähnlichen Einrichtungen, welche das Licht schwächen und auch direkt die Verdunstung herabsetzen (S. 231).

Kap. 26: Regulierung der Beleuchtung der assimilierenden Organe, entweder durch ihre zeitweise Profilstellung, die durch photometrische, von der jeweiligen Lichtintensität abhängende resp. beeinflußte Bewegungen hervorgebracht wird, oder durch dauernde Profilstellung senkrecht zum Einfall der Mittagssonnenstrahlen (Kompaßpflanzen s. S. 24, Fig. 9).

Kap. 27: Entfernung des Regenwassers von den Blättern.

A. Anatomische Regulierungsmittel

Der durchgreifende Unterschied zwischen Land- und Wasserpflanzen tritt sehr scharf hervor. Namentlich in folgender Weise finden sich diese Pflanzen verschieden ausgebildet:

I. Verdunstunng durch die Cuticula, Hautgewebe, S. 202—207.
II. Das Durchlüftungssystem, nämlich a) die Spaltöffnungen und b) das Intercellularsystem, S. 207.
III. Hydathoden, S. 211.
IV. Das Chlorophyllgewebe, S. 213.
V. Andere anatomische Mittel, um die Transpiration zu regulieren.

Es ist einleuchtend, daß zwischen einem Hautgewebe, das dauernd von Wasser oder von feuchter Luft umgeben ist, und einem solchen, das von sehr trockener Luft umgeben und starker Transpiration ausgesetzt ist, ein großer Unterschied bestehen muß.

I. **Verdunstung durch die Cuticula** (Cuticulare Transpiration). Die Transpiration ist entweder cuticular oder stomatal, d. h. letztere geschieht durch die Spaltöffnungen, jedenfalls durch das Hautgewebe.

Zuerst betrachten wir die cuticulare Transpiration, welche durch die äußersten Zellwände der Pflanze stattfindet, das heißt, durch die Epidermis.

Epidermis. Die Cuticula ist der erste wichtige Transpirationsregulator; ihre Dicke richtet sich nach dem Bedürfnis der Pflanze, die Verdunstung einzuschränken. Doch auch andere Verhältnisse spielen mit ein, denn Bergen[1]) fand, daß die Cuticula von jüngeren Blättern für Wasser schwerer durchdringbar ist als die der älteren Blätter. Die Cuticula, bei den Hydrophyten in der Regel sehr dünn, ist bei den Xerophyten meist dick. Die Außenwände der Epidermiszellen werden stark verdickt und cuticularisiert; in einzelnen Fällen werden sogar Kristalle von oxalsaurem Kalk oder Kieselsäure eingelagert. Die Epidermiszellen selbst werden polygonal und erhalten gerade Wände. Die Blätter werden wegen der Beschaffenheit der Epidermis lederartig und glänzend, was besonders ein allgemeines und auffallendes Merkmal tropischer Bäume ist, aber auch bei Pflanzen gemäßigter Klimate mit lange lebenden Blättern vorkommt (z. B. bei *Ilex aquifolium,* mehreren Koniferen, *Vinca* u. a.). Dieser Glanz gibt an, daß ein Teil des Lichtes von den Blättern reflektiert wird, was diesen vielleicht von Nutzen ist[2]). Hin und wieder haben allerdings auch Schattenpflanzen mattglänzende Blätter (z. B. Arten von *Pirola* u. a.). Oft ist die Cuticula mit feinen Leisten versehen, besonders wenn die Zellwand nach außen

---

[1]) Bergen 1904 b.
[2]) Wiesner 1876.

gewölbt ist. Vesque[1]) und Henslow[2]) stellten hierüber die Hypothese auf, daß es zu der Zerstreuung und der Dämpfung der einfallenden Lichtstrahlen diene.

Wachs, das auf der Oberfläche ausgeschieden ist, setzt die Verdunstung herab, was Tschirch[3]) und Haberlandt[4]) durch Versuche bewiesen haben. Bei *Capparis spinosa* in der ägyptischen Wüste z. B. bildet sich am Anfange der regenlosen Periode eine dicke Wachsschicht auf den Blättern, so daß die Transpiration gewiß fast vollständig unterdrückt wird[5]). Die Wachsschichten können sehr dick, z. B. bei *Sarcocaulon* (Südafrika) über 1 mm dick sein[6]) und bei der Wachspalme bis 5 mm. Wachsüberzüge rufen einen bläulichen Reif oder eine graue Decke hervor. Bereifte Blätter haben gewöhnlich keine scharfen Zähne am Blattrande, höchstens abgerundete und solche, die mit einem Wasserausscheidungsapparat versehen sind (Fig. 87).

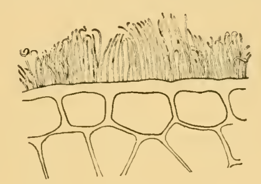


Fig. 87. Wachsausscheidungen auf Zuckerrohr. (Nach Straßburger.)

Wachsausscheidungen verhindern, daß Regenwasser die Blätter benetzt, und schützen somit ombrophobe Blätter (s. S. 56) gegen Regen[7]).

Die Epidermis führt bei Wasserpflanzen und Hygrophyten oft Chlorophyll, die der übrigen Landpflanzen ist dagegen meist farblos. Sie ist nach Westermaier[8]) ein Wassergewebe.

Durch verschiedene Inhaltsstoffe kann die Epidermis angeblich für Wasserdampf minder durchdringlich werden (s. weiter unten). Ob Gerbstoff, der sich oft besonders in der Epidermis findet, namentlich im Winter bei überwinternden Laubblättern[9]), und der auch bei Steppen- und Wüstenpflanzen, z. B. bei *Alhagi*, *Monsonia*, *Astragalus*, *Tamarix*, mit dem Wassergewebe in Verbindung zu stehen scheint[10]), eine Rolle spielt, weiß man nicht. Hingegen spielt Anthocyan, der rote in vielen Pflanzen, besonders in der Epidermis, auftretende Farbstoff, vielleicht dadurch eine Rolle[11]), daß es Wärme absorbiert und dadurch die Transpiration steigert: andere Forscher deuten den Nutzen dieses Farbstoffes

---

[1]) Vesque 1882 a.
[2]) Henslow 1894.
[3]) Tschirch 1882.
[4]) Haberlandt 1904, 1905.
[5]) Volkens 1887.
[6]) Vergl. Marloth 1908.
[7]) Burgerstein 1904.
[8]) Westermaier 1882.
[9]) Warming 1884.
[10]) Volkens 1887; Henslow 1894.
[11]) Engelmann 1887; Stahl 1880—94.

in ganz anderer, z. T. fast entgegengesetzter Weise (vergl. S. 27). Tatsache ist, daß es sich häufig bei jungen Pflanzenteilen und bei Keimpflanzen findet, die Schutz gegen starkes Licht und gegen damit einhergehende starke Verdunstung bedürfen (besonders in den Tropen; bei der Entwicklung des Laubes sind sehr viele junge Sprosse rotbraun)[1].

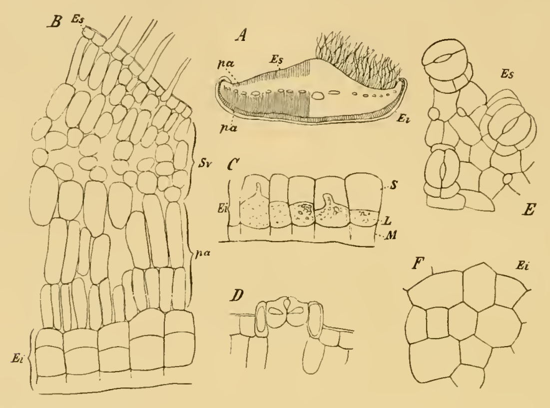


Fig. 88. *Thymelaea hirsuta.* *A.* Querschnitt durch das ganze Blatt. *B.* Ein Stück desselben, stärker vergrößert. *C.* Oberhaut mit verschleimten Innenwänden. *D.* Spaltöffnung, unter dem Schutze der Haarkleidung. *E, F.* Oberhaut der Ober- und Unterseite. (Nach F. Börgesen.)

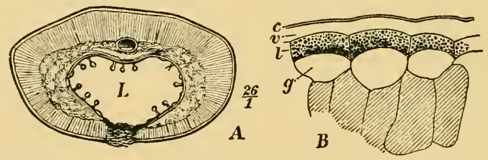


Fig. 89. Querschnitt durch das Blatt von *Empetrum nigrum.* *A.* *L* der große Luftraum mit Drüsenhaaren und vorragenden Spaltöffnungen. *B.* Ein Stück von *A*, stärker vergrößert, *c* Cuticula, *v* Außenwand der Epidermiszellen, *l* Zelllumen, *g* verschleimte Innenwand. (E. Warming.)

Die Verschleimung der Innenwände der Epidermis muß dann erwähnt werden[2]. Bei vielen Xerophyten, besonders bei Holzpflanzen, quellen diese gallertartig auf (Beispiele *Empetrum*, *Arbutus unedo* u. a. Ericaceen, *Haloxylon*, *Calligonum* u. a.). Vielleicht dient dieses zur Herabsetzung der Transpiration[3], vielleicht wird dadurch ein Wasser-

---

[1]) Pick 1882; Kny.
[2]) Vergl. auch S. 27 und die Fig. 88 und 89.
[3]) Volkens 1887.

behälter gebildet[1]). Hieran schließt sich wohl am nächsten der Schleimkork, welcher bei *Haloxylon*, *Halimodendron*, *Calligonum* u. a. Wüstenpflanzen mit gewöhnlichem Schutzkork abwechselt; er ist quellungsfähig, nimmt begierig Wasser auf und wird dann bloßgelegt nach Sprengung des außerhalb liegenden Schutzkorkes. Bei *Halimodendron* dient die sekundäre, mit den Jahren mächtige Rinde als Wasserspeicher, sowie auch als Schutzmittel gegen extreme Temperaturen (B. Jönsson).

Schleim wird in gewissen Fällen von Haaren gebildet (Hansteins Kollateren), z. B. in den Knospen von Polygonaceen; er dient vielleicht zur Wasseraufnahme, hemmt möglicherweise auch die Verdunstung. Da Schleim außerordentlich schwer ganz austrocknet, erhält er in kritischen Zeiten das Leben der Zellen, in denen er sich befindet.

„Lackierte“ Blätter. Harz oder ähnliche Stoffe werden von Haaren auf der Oberfläche vieler Xerophyten, besonders solcher der südlichen Halbkugel ausgeschieden. Die Blätter werden dadurch klebrig und erscheinen wie „lackiert“; sie erhalten eine glänzende, glasartige Decke; die Wände der Epidermis sind dünn und schwach cuticularisiert[2]). Der Kreosotstrauch in Nordamerikas Wüsten hat Blätter, welche in der Jugend dünn sind, aber allmählich mit Lack überzogen werden[3]). Ebenso *Euryops*-Arten (Harpixsträucher) in Südafrika[4]). In den Peruanischen Anden in 1800—3200 m Höhe haben viele Arten klebrige, harzähnliche Stoffe (Weberbauer).

Salzkrusten werden auf der Oberfläche gewisser Wüstenpflanzen gebildet, die dadurch am Tage ein graues Aussehen erhalten und gegen Transpiration geschützt werden; nachts zerfließen diese Krusten, indem sie aus der Luft Feuchtigkeit aufnehmen (Kap. 28). Die Kalk absondernden Drüsen bei Plumbaginaceen, bei gewissen *Tamarix*- und *Saxifraga*-Arten sollen wohl gleichfalls der Hemmung der Verdunstung dienen, aber ihre Hauptfunktion liegt vielleicht doch darin, schädliche Salze zu entfernen[5]).

Eine Tatsache, die vielleicht von allergrößter Bedeutung ist und möglicherweise den eigentlichen Grund für viele der erwähnten Verhältnisse darstellt, namentlich soweit sie die Epidermis selbst betreffen, ist folgende: Pflanzenteile von Meso- und Xerophyten, die sich von Wasser benetzen lassen, welken weit leichter als solche, die nicht benetzt werden können. Den Grund für diese vermehrte Transpiration sucht Wiesner

[1]) Pfitzer, Westermaier; Tschirch; siehe auch Walliczeck, Vesque, Radlkofer; B. Jönsson 1902.

[2]) Volkens 1890; Marloth 1902; Diels 1906.

[3]) Coville 1893.

[4]) Marloth 1908 usw.

[5]) Marloth 1897 a.

in einer durch das Wasser hervorgerufenen eigentümlichen Quellung der Zellwände, wodurch der Verdunstungswiderstand vermindert werde. Die vielen erwähnten Mittel, die Transpiration herabzusetzen, werden z. T. die Pflanzenteile auch gegen Benetzung schützen und auf diese Weise starke Transpiration verhindern.

Kork. Daß dieser durch seine mit Luft erfüllten Hohlräume und seine anderen Eigenschaften die Transpiration einschränkt, ist durch Erfahrung und Versuche klar bewiesen. Seine Mächtigkeit steht bisweilen mit der Trockenheit des Klimas offenbar in direkter Verbindung, was z. B. aus dem Unterschiede zwischen den Bäumen der brasilianischen Campos und der diesen direkt angrenzenden Wälder hervorgeht. Der austrocknende Einfluß der Camposbrände scheint den Kork zu weiterem Wachstum anzuregen — eine Selbstregulierung der Natur [1]). Sehr dicke Korkmäntel finden sich bei mehreren Wüstenpflanzen, z. B. bei *Dioscorea (Testudinaria) elephantipes* in Südafrika, *Cocculus leaeba* in Ägypten.

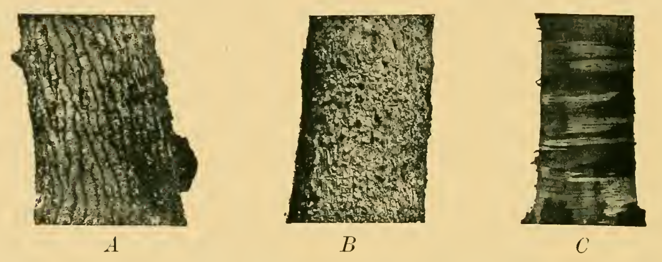


Fig. 90. *A.* Rissige Borke der Eiche; *B.* Schuppenborke der Fichte; *C.* Birke. (E. Warming.)

In den Luftwurzeln von einigen Orchideen und Araceen ist ein eigentümliches, mechanisch wirkendes Gewebe als Velamen ausgebildet, welches die Wurzel mit einer Schicht von meist mehreren Lagen von Zellen umgibt und den Zweck hat, Wasser zu absorbieren (vergl. Fig. 27). Die Zellen sind denen von *Sphagnum*, die gleichfalls Wasser absorbieren, ähnlich; sie sind dünnwandig, mit ringförmigen, netzigen oder spiraligen Verdickungen. Wenn die Zellen mit Luft gefüllt sind, erscheint das Velamen weiß, sobald sie aber Wasser aufgenommen haben, scheint das darunter liegende grüne Gewebe der Wurzel mehr oder weniger stark durch. Tropfbar flüssiges Wasser wird plötzlich von dem Velamen aufgesogen und kann von ihm in Berührung mit dem Leitungsgewebe gebracht werden. Möglicherweise kann auch Wasser in Dampfform von dem Velamen aufgenommen werden, doch erscheint das recht unsicher.

[1]) Warming 1892, mit Abbildungen.

Wehmer deutet aber den Zweck des Velamens ganz anders, er faßt es als eine Schutzeinrichtung gegen Verdunstung auf[1]).

Hier mag auch noch erwähnt werden, daß die Wurzeln vieler xerophytischer Landpflanzen eine sehr dicke Endodermis entwickeln, welche wahrscheinlich auch als Verdunstungsschutz dient.

II. **Das Durchlüftungssystem** (Stomatäre Transpiration). Die Intercellularräume sind die Orte, an denen hauptsächlich die Verdunstung stattfindet; die transpirierende Oberfläche einer Pflanze darf nicht nur nach der an die Atmosphäre unmittelbar grenzenden Oberfläche, sondern muß auch nach der Wandoberfläche aller Intercellularräume bemessen werden. Man kann dann von vornherein sagen, daß die Luft führenden Intercellularräume bei den Xerophyten viel enger sein und hierin im

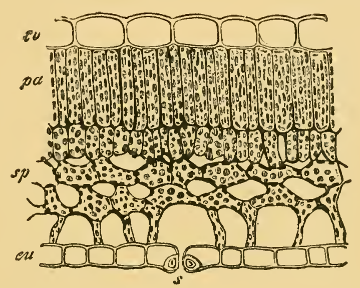


Fig. 91. Querschnitt durch ein Buchenblatt (350 : 1). *eo* Epidermis der Oberseite; *pa* Palisadenparenchym; *sp* Schwammparenchym; *eu* Epidermis der Blattunterseite; *s* Spaltöffnung. (Nach Prantl) — Zum Vergleich s. die Ausbildung des Durchlüftungssystems bei Wasserpflanzen Fig. 47 S. 143 und Fig. 92 S. 208.

größten Gegensatze zu denen der Wasserpflanzen stehen müssen, wo sie, wie S. 143 angeführt, sehr groß sind (ausgenommen die lithophilen Hydrophyten). Desgleichen ist der Unterschied in der Anzahl und der Verteilung der Spaltöffnungen zwischen beiden Gruppen von Pflanzen außerordentlich groß.

a) Die Spaltöffnungen sind, wie Schwendener nachgewiesen hat, durch ihren Bau zu der Regulierung der Verdunstung eingerichtet: sie schließen sich, wenn die Gefahr starker Transpiration eintritt, z. B. wenn die Blätter wegen ungenügende Wasserzufuhr zu welken anfangen; auch viele überwinternde Blätter halten während der Ruhezeit die Spaltöffnungen geschlossen; sie öffnen sich erst wieder, wenn die ungünstige Jahreszeit ihr Ende erreicht hat. Die Schließzellen gewisser Wüstenpflanzen sind nur bei jungen Blättern beweglich, bei den alten aber

[1]) Burgerstein 1904, S. 69.

wegen starker Wandverdickungen unbeweglich, und der Spalt kann mit Wachs und Harz verstopft sein[1]).

Lloyd fand doch durch Versuche mit nordamerikanischen Wüstenpflanzen (*Fouquiera splendens, Verbena ciliaris*), daß man aus dem augenblicklichen Zustande des Schließmechanismus auf die Intensität der Verdunstung schließen kann.

Die Anzahl der Spaltöffnungen hängt von der Natur der Umgebung ab: für die in der Luft befindlichen oberirdischen Pflanzenteile gilt im im großen und ganzen als Regel, daß je trockener der Standort ist, desto weniger Spaltöffnungen auftreten, was man am besten sieht, wenn man nahe verwandte Arten vergleicht[2]).

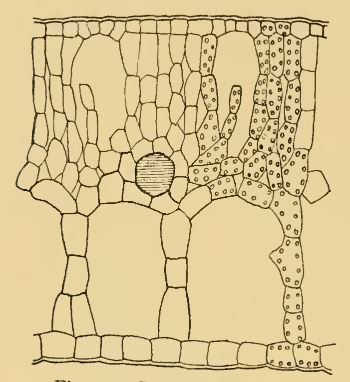


Fig. 92. *Potamogeton natans.* Querschnitt durch ein Schwimmblatt (150:1) mit großen Luftkanälen. (Nach Raunkiär.) Vergl. auch Fig. 47 S. 143.

Die Verteilung der Spaltöffnungen steht mit der Transpiration und den Feuchtigkeitsverhältnissen in engstem Zusammenhange. Wiesengräser haben in der Regel auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen, Steppengräser in der Regel nur auf der gefurchten Oberseite[3]); andere Xerophyten haben gewöhnlich nur auf der Unterseite Spaltöffnungen, wo sie oft unter Verdunstungshindernissen verborgen sind.

Die Spaltöffnungen werden bei Xerophyten auf verschiedene Weise unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt: in Gruben, Furchen usw., die oft mit Haaren bekleidet sind, wodurch erreicht wird, daß die Luft aus ihnen schwierig heraustreten kann, d. h. daß die Transpiration herabgesetzt wird. Folgende Mittel werden angewandt:

Der einfachste Fall ist der, daß außerhalb der einzelnen Spaltöffnung eine schalen-, krug- oder trichterförmige Höhle gebildet wird, entweder dadurch, daß die Cuticula leistenförmig hervorragt (Vorhof), oder dadurch, daß sich die Nachbarzellen über die unter das Niveau der Oberfläche eingesenkte Spaltöffnung emporwölben (äußere Atemhöhle)[4]), z. B. bei *Pinus silvestris.* Bei *Euphorbia paralias* wird die

[1]) Wilhelm 1883; Volkens 1890; Gilg 1891.

[2]) Pfitzer 1870—72; Zingeler 1873; Czech 1869; Tschirch 1881; Volkens 1881; Altenkirch 1894.

[3]) Pfitzer 1870—72.

[4]) Vergl. Tschirch 1882a.

Spaltöffnung von niedrigen Papillen umgeben[1]), ebenso bei verschiedenen Gräsern und Carices[2]).

Gruppenweise in Gruben eingesenkt, die auf der Unterseite der Blätter liegen, deren Eingänge verengert und mehr oder weniger durch Haare verschlossen sind, finden sich die Spaltöffnungen bei *Nerium* Fig. 93, *Banksia* u. a. In Längsfurchen eingesenkt treten sie bei sehr vielen Pflanzen auf und kommen dann gewöhnlich nur in diesen Furchen vor, deren Ränder oft mehr oder weniger mit Haaren besetzt sind. Viele Stengel, namentlich solche der Rutensproßformen, haben tiefe Furchen, wo allein sich die Spaltöffnungen befinden (*Casuarina, Ephedra, Acanthosicyos horrida, Genista*-Arten usw.). Auf der Oberseite der Blätter finden sich die Furchen bei vielen Steppengräsern, und hier können die Furchen obendrein oft verengert und die Spaltöffnungen durch Zusammenrollen der Blätter mehr eingeschlossen werden (*Weingaertneria canescens, Festuca ovina, Calamagrostis* [*Ammophila*], *Aristida, Stupa, Sporobolus spicatus, Cynodon dactylon* u. a.); vergl. auch S. 217. Auf der Unterseite der Blätter finden sich bei vielen Xerophyten mit Haaren bekleidete Furchen oder breitere Rinnen, z. B. bei *Empetrum* (s. Fig. 89), *Phyllodoce, Calluna, Erica*-Arten, *Loiseleuria procumbens, Ledum palustre, Cassiope tetragona*[3]), *Dilleniaceen*[4]), bei südafrikanischen Arten der Gattungen *Rhus, Grubbia, Phylica* usw.[5]). Auch andere Blätter, deren Ränder weniger zurückgerollt sind und deren Spaltöffnungen auf der behaarten Unterseite liegen, können hierher gerechnet werden, z. B. die von *Dryas octopetala.*

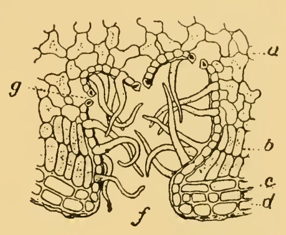


Fig. 93. *Nerium oleander*, Teil eines Blattquerschnittes. *g* Schwammparenchym; *b* Palisadenparenchym der Unterseite des isolateralen Blattes; *c* Wassergewebe; *d* Epidermis; *f* Eingang in die mit Haaren bekleidete Grube, in welcher die Spaltöffnungen (*g*) liegen. (Nach Belzung.)

Sind die Blätter dauernd stark aufwärts gerichtet, so daß die Rückseite die sonnenreichste ist, so kann diese so ausgebildet werden wie sonst die Oberseite und Palisadengewebe erhalten; die Furche mit den Spaltöffnungen findet sich dann auf der Oberseite (z. B. bei *Passerina filiformis, Ozothamnus, Lepidophyllum*)[6]). Der Wasserdampf wird also bei diesen Pflanzen auf mehr als eine Art gehindert, leicht herauszutreten. Vergl. Fig. 88, S. 204, *Thymelaea hirsuta.*

[1]) Giltay 1886.
[2]) Volkens 1890; Kihlman 1890; Raunkiär 1895—99.
[3]) Warming 1887, 1908; H. E. Petersen 1908.
[4]) Vergl. Steppuhn 1895.
[5]) Marloth 1908.
[6]) Lazniewski 1896; Goebel 1891.

Daß diese Verhältnisse zu der Trockenheit des Klimas in direkter Beziehung stehen, sieht man an Arten wie *Ledum palustre* und *Andromeda polifolia*; je mehr dem Winde und der Trockenheit ausgesetzt, desto kleiner sind die Blätter und desto mehr zurückgerollt ihre Ränder[1]).

Die zuletzt genannten Fälle bilden den Übergang zu den flachen und breiten Blättern, wo eine dichte Decke von Filz- oder Schildhaaren (wie bei *Olea*, *Rhododendron* und Elaeagnaceen) oder anderer Haarbekleidung auf der Blattunterseite die einzige Bedeckung oder Schutzwehr der Spaltöffnungen ist (vergl. auch Fig. 19, 20). Solche Blätter haben bisweilen auf der Unterseite stark hervorspringende Nerven, und die Spaltöffnungen liegen dann in den Nervenmaschen, also doch ein wenig eingesenkt (z. B. bei *Lantana involucrata* in Westindien, nach Warming).

Auf der Oberseite des Blattes findet sich ein dichtes Haarkleid als Decke über die in solchen Fällen hervorragenden Spaltöffnungen bei einigen aufrecht angedrückten Blättern, während die Unterseite nach außen gekehrt, dunkelgrün und glänzend ist, z. B. *Thymelaea hirsuta*, Fig. 88.

Spaltöffnungen, die in „windstillen", mit Wasserdampf erfüllten Räumen oder durch eine dichte Haardecke eingeschlossen sind, findet man meist über die Blattoberfläche gehoben, gleichwie bei Blättern von Pflanzen, die im ganzen in feuchter Luft leben. Die dicke Haardecke schließt ebenso, wie es durch feste Einrollung der Blätter usw. geschieht, die vor der Spaltöffnung lagernde Luft von der unmittelbaren Berührung mit der bewegten und meist auch trockenen Luft ab.

b) Die Intercellularräume. Schon der Bau der Atemhöhlen kann zu der Regulierung der Transpiration dienen, z. B. dadurch, daß sie cuticularisierte Wände erhalten, daß sie von besonderen Zellen umgeben werden (*Restionaceae*), oder dadurch, daß sie sehr klein werden. In manchen Fällen erstreckt sich die Cuticula von der Außenfläche der Epidermis durch die Spaltöffnung hinab über die Wände der Atemhöhle[2]).

Im allgemeinen gilt, daß die Luft führenden Intercellularräume bei den Xerophyten aus den vorhin angeführten Gründen sehr eng sind[3]). Jedoch können Ausnahmen hiervon vorkommen, z. B. bei den Restionaceen, wo außer sehr engen Gürtelkanälen auch große Lufträume vorkommen, die vielleicht bei der Kohlensäureassimilation eine Rolle spielen.

Die erwähnten Gürtelkanäle finden sich auch bei *Hakea suaveolens* (australische Wüstenpflanze), *Olea Europaea*, *Kingia*[4]), auch bei einigen Sandgräsern, wie *Festuca rubra* und *Triticum acutum*[5]), und anderen

---

[1]) Warming 1887.

[2]) De Bary 1877, S. 79; Pfitzer 1870—72; Gilg 1891.

[3]) Vergl. z. B. Altenkirch 1894, Messungen von Atemhöhlen.

[4]) Tschirch 1881, 1882.

[5]) Nach Giltay 1886.

Pflanzen und sind enge Intercellularräume, die in Gürtelform quer um die Palisadenzellen gehen; durch diese Umwege muß das Entweichen des Wasserdampfes erschwert werden. Gewisse Wüstenpflanzen, wie *Cynodon dactylon* und *Sporobolus spicatus*, haben einen Wirrwarr von äußerst feinen, verschlungenen intercellularen Kanälen[1]); es ist aber nicht sicher, daß diese verschiedenen Formen von Intercellularen die Aufgabe haben, die Transpiration herabzusetzen.

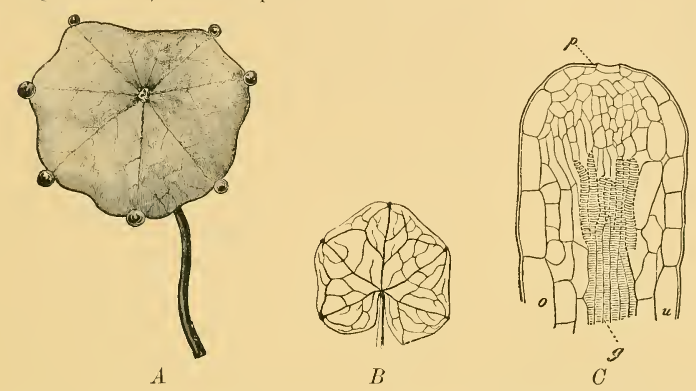


Fig. 94. Hydathoden. *A.* Blatt von *Tropaeolum* mit ausgeschiedenen Wassertropfen (nach Noll); *B.* Blatt von *Caltha palustris* (E. Warming); *C.* Längsschnitt durch einen Blattzahn von *Primula Sinensis*, *o* Epidermis der Oberseite, *u* Epidermis der Unterseite, *p* Wasserspalte, *g* im Epithem endigende Tracheiden. (Nach De Bary.)

III. **Hydathoden.** Die Regulierung der Wassermenge innerhalb der Pflanze wird auch durch Organe ausgeführt, welchen Haberlandt[2]) den Namen Hydathoden (d. h. Wasserwege)[3]) gegeben hat. Das Wasser wird von ihnen in Tropfenform ausgeschieden. Sie finden sich auch bei einigen Landpflanzen, und zwar sowohl in gemäßigten Klimaten, wie in den Tropen, bei Bäumen sowohl wie bei Kräutern. Wenn die Transpiration durch die zunehmende Sättigung der Luft an Wasserdampf vermindert wird (das Sättigungsdefizit S. 49 also zu schwinden beginnt), und daher die Intercellularräume vielleicht mit Wasser gefüllt werden, wird die Gefahr der Erstickung durch die „Guttation", die Tropfenausscheidung, aufgehoben (Fig. 94). Die einer solchen Wasserabsonderung dienenden Organe sind hauptsächlich folgende:

1. Epidermiszellen von einem bisweilen merkwürdigen Bau, oder eigentümliche Haare (einzellige oder mehrzellige; diese oft in der Form

---

[1]) Volkens 1887.
[2]) Haberlandt 1894, 1895, 1904.
[3]) Von ὕδωρ Wasser und ὁδός Weg.

der Drüsenhaare); da diese Organe auf beiden Seiten der Blattspreite, besonders unterseits, auftreten, so erscheinen die ausgeschiedenen Wassermengen auf den Blättern wie Tautropfen.

2. Bei einem Teile der Farne sind die Hydathoden eigentümliche Drüsenflecke auf der Blattspreite.

3. Die bekannten, wie große Spaltöffnungen gebauten Wasserporen, die sich häufig auf der Oberseite der Blattzähne über einem kleinzelligen, dünnwandigen, gewöhnlich farblosen Gewebe (Epithem) vorfinden, in welchem Nerven endigen (Fig. 94, *B*, *C*).

Weiter kann Wasser auch ohne Mitwirkung von Hydathoden durch eine Epidermis ausgeschieden werden, die nach außen gerichtete Poren

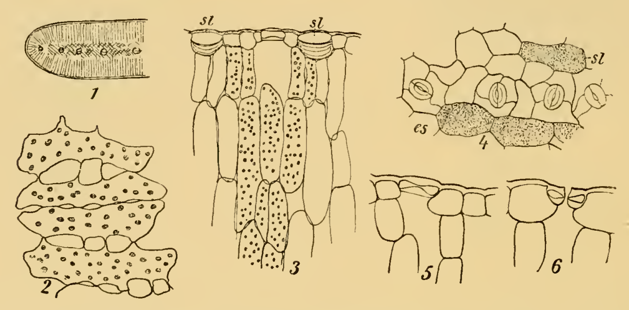


Fig. 95. *Cakile aequalis*, aus Westindien. Isolaterales Blatt mit etwa drei Schichten Palisadenzellen an jeder Seite. *2.* Eine Zwischenschicht von lose liegenden chlorophyllhaltigen Zellen, kein Wassergewebe. Die Epidermis ist an jeder Seite gleich gebaut; einige Zellen haben verschleimte Innerwände (*sl* in *3* und *4*). Die Spaltöffnungen im Niveau der Epidermiszellen (*5*, *6*). (E. Warming, 1897.)

besitzt. Schließlich wird Wasser ohne die Tätigkeit lebender Zellen, z. B. bei den Gräsern, ausgeschieden, im Gegensatze zu den vorhergehenden Fällen, in denen lebende Zellen notwendige und aktive Organe sind.

IV. **Das Chlorophyllgewebe.** Es ist eine Eigentümlichkeit der allermeisten Landpflanzen, daß sie ein Palisadengewebe haben, und zwar entweder nur auf der Oberseite der dann dorsiventralen Blätter, oder an den isolateralen Blättern auf beiden oder allen Seiten. Bei Wasserpflanzen besteht dagegen das Assimilationsgewebe gewöhnlich aus gleichförmigen, rundlichen Zellen (Fig. 47). Bezeichnend für die Xerophyten ist bedeutende Entwicklung des Palisadengewebes, indem entweder die Zahl der Zellschichten vermehrt, oder die Höhe der Schichten (die Länge der Zellen) vergrößert wird, oder auch beides vorkommt[1]); vergl. Fig. 95.

[1]) Vergl. Heinricher 1884; Haberlandt 1894, 1904; E. S. Clements 1905.

Kap. 4 S. 50 wurde die Meinungsverschiedenheit, die in der Erklärung dieses Bauverhältnisses herrscht, erwähnt und die Vermutung ausgesprochen, daß dieses mit der Trockenheit der Luft und mit der Transpiration in nächster Verbindung stehe.

Das Licht spielt sicherlich auch eine Rolle, denn die hier und da vorkommende schiefe Orientierung der Palisadenzellen zu der Epidermis muß durch die Beleuchtung hervorgebracht sein[1]). Vergl. Fig. 15, 16, S. 29.

V. **Andere anatomische Mittel, um die Transpiration zu regulieren.** Ätherische Öle kommen besonders bei Xerophyten vor; die Garigues und die Macchie der Mittelmeerländer[2]), die Campos Brasiliens u. a. Vegetationen duften von *Cistus*, Labiaten, Verbenaceen, Kompositen, Myrtaceen u. a., wie unsere Sandfelder von Thymian, oder die Steppen Asiens von Artemisien. Die ursächliche Verbindung zwischen der Trockenheit des Klimas und des Bodens und dem Vorkommen des Öles ist nicht aufgeklärt, der Nutzen auch nicht. Ätherische Öle verdunsten leichter als Wasser und umgeben die Pflanze mit einer wohlriechenden Luft. Nach Tyndall ist die an ätherischen Ölen reiche Luft weit weniger diatherman, d. h. weit weniger imstande, strahlende Wärme durchgehen zu lassen, als reine Luft; die ätherischen Öle werden demnach die Bestrahlung und dadurch die Transpiration vermindern können[3]). Marloth stellt sich zweifelnd dieser Deutung gegenüber, weil die Drüsen bei Hitze nicht entleert werden.

Daß ätherische Öle außerdem anderen Nutzen schaffen können, z. B. den besonders von Stahl[4]) hervorgehobenen, gegen pflanzenfressende Tiere zu schützen, ist möglich.

Der Nutzen des Milchsaftes ist nicht sicher erkannt; nach einigen sind die Milchröhren Leitungsbahnen[5]), nach anderen (z. B. Kerner) ein Schutz gegen Tiere (*Cichorioideen*)[6]). Vielleicht hat die „Milch" mehr als eine Aufgabe, die eine dürfte die sein, die Pflanze gegen Austrocknung zu schützen. Dafür spricht, daß solche Milch enthaltenden Organe in den Tropen und besonders in heißen und trockenen Gegenden häufig auftreten, und zwar oft bei Pflanzen, die groß- und dünnblättrig sind und anscheinend kein anderes Mittel haben, um das durch Transpiration verlorene Wasser zu ersetzen (Warming).

Durch die verschiedenen oben beschriebenen Einrichtungen ist die Verdunstung der Laubblätter in Einklang gebracht mit den verschieden-

---

[1]) Pick 1882; Warming 1897; Raunkiär 1905, 1908.

[2]) Vergl. Beck 1901 und andere.

[3]) Volkens 1887 und andere.

[4]) Kniep 1894; Stahl 1904a usw.; Burgerstein 1904, S. 133, 214; vergl. auch Detto 1903.

[5]) Haberlandt; Schullerus; Pirotta u. a.

[6]) Vergl. auch Zander 1896.

sten Eigenschaften der Umgebung. Man darf deshalb aber doch nicht schließen, daß ein xerophytischer Blattbau unvereinbar sei mit der Fähigkeit, stark zu verdunsten. So fand z. B. Bergen[1]), daß die absolute Menge des verdunsteten Wassers, also der Wasserbedarf der Pflanzen in der gleichen Zeit, kaum niedriger war in den typischen Sonnenblättern (Heliophyllen) gewisser immergrüner Gehölze, zu denen auch *Olea Europaea* und *Quercus ilex* gehören, als in den dünnblättrigen *Ulmus campestris* und *Pisum sativum.*

B. Verminderung der verdunstenden Oberfläche

Die Ausdehnung der verdunstenden Oberfläche spielt für die Höhe der Verdunstung, für die Menge des verlorenen Wassers eine wichtige Rolle: alle anderen Verhältnisse als gleich vorausgesetzt, wird die Verdunstung desto größer sein, je größer die verdunstende Oberfläche ist, und zwar wird die Verdunstung im wesentlichen im Verhältnis der Oberflächenvergrößerung steigen. Dort wo Laubblätter im wesentlichen die Organe sind, aus denen die Verdunstung stattfindet, sind es ihre Größe und ihre Zahl, welche diese Funktion regulieren und welche deshalb an den verschiedenen Arten im Einklange mit den klimatischen Verhältnissen verschieden gebaut sind, ja öfter an derselben Art je nach der Verschiedenheit des Standorts abändern. In den folgenden Paragraphen werden verschiedene Einrichtungen besprochen werden, die der Herabdrückung der Verdunstung dienen. Vergl. auch Kap. 4.

I. Periodische Oberflächenverminderung

Immergrüne Pflanzen finden sich dort, wo die ökologischen Verhältnisse das ganze Jahr hindurch annäherungsweise gleich sind (z. B. in den tropischen Regengebieten). Wo eine solche Gleichheit nicht vorhanden ist, werden die Pflanzen sommergrün; vergl. indessen die arktischen.

Die gründlichste Art, wie die Pflanze ihre verdunstende Oberfläche vermindern kann, ist, alle stark verdunstenden Teile bei Beginn der trockenen Zeit abzuwerfen. Dieses geschieht erstens bei allen einjährigen Pflanzen, die nach der Samenreife absterben: die Samen solcher Pflanzen sind nämlich gegen Austrocknung sehr widerstandsfähig. Im Einklange hiermit ist der Prozentsatz ephemerer Arten in Wüsten und ähnlichen Gebieten sehr groß; in der kurzen, bisweilen nur wenige Wochen dauernden Regenzeit vollenden sie ihren ganzen Lebenslauf, keimen, blühen, reifen Samen und sterben, so daß sie die trockene Zeit in der Form der in den Samen eingeschlossenen Keime überdauern (z. B. *Odontospermum [Asteriscus] pygmaeum*)[2]) Fig. 96, *Anastatica* Fig. 26.

[1]) Bergen 1904 a.

[2]) Volkens 1878.

Eine ganz ähnliche Form der Oberflächenverkleinerung findet sich auch bei allen den Zwiebel- und Knollenpflanzen u. a. Arten, deren unterirdische, bisweilen viele Jahre ausdauernde Sprosse in der trockenen Zeit Nahrungs- und Wasserbehälter sind; die oberirdischen Sprosse mit den großen, transpirierenden Flächen sind während der Trockenheit abgeworfen, und das Leben ruht in jenen meist unterirdischen Sprossen latent. In Eile entwickeln diese Arten neue Lichtsprosse und Blüten, wenn wieder Feuchtigkeit eintritt (redivive Pflanzen). Die schnelle Ankunft des Frühlings nach den ersten Regengüssen in den Wüsten,



Fig. 96. *Odontospermum pygmaeum,* Fruchtköpfe, links im trockenen, rechts im befeuchteten Zustande. (E. Graebner; nach der Natur.)

Steppen und ähnlichen Gegenden ist von den Reisenden oft mit Bewunderung erwähnt worden. Vergl. Fig. 64, 65. 66, S. 173—175 und Fig. 97.

Ähnlich liegt die Sache bei denjenigen Gehölzen, die vor oder in der trockenen Zeit oder dem Winter das Laub abwerfen (Laubfall). Bei diesen (laubwerfenden) sind alle oberirdischen Teile während der ungünstigen Zeit durch Kork und Knospenschuppen, die mit Kork oder anderen die Verdunstung hemmenden Teilen bedeckt sind, gegen starke Transpiration geschützt.

Bei Pflanzen der gemäßigten und kalten Klimate kann die Ruheperiode mehrere Monate dauern; ebenso bei den tropischen laubwerfenden Gehölzen, wo die Trockenzeit lang und regenlos ist; wo dagegen die Trockenzeit nicht ohne Regen ist, ist die Ruhe kurz oder der Laubfall findet gleichzeitig mit der Neuerzeugung des Laubes statt[1]).

[1]) Vergl. z. B. Warming 1892; Volkens 1912.



Fig. 97. *Oxalis tetraphylla*, Zwiebelpflanze, mit Ersatzsprossen und Saftwurzel. (E. Graebner; nach der Natur.)

Die nur im Sommer belaubten Pflanzen nennt Drude[1]) therophyll, die, deren Blätter eine ganze, volle Jahresperiode durchmachen, bei Erzeugung der neuen Blätter im Frühjahr aber absterben (viele *Rubus* usw. bei uns), sind wintergrün oder holocyklisch. Die, welche ihre Blätter wenigstens für eine zweite Vegetationsperiode bewahren: immergrün oder pleocyklisch.

Ob die Jahresperiodizität ein rein erblicher, also in der Natur der Pflanze liegender Vorgang ist, oder ob sie von den äußeren Verhältnissen abhängt, darüber gehen die Ansichten sehr auseinander. Das Richtigste ist wohl anzunehmen, daß sie eine Anpassung an die Lebenslage ist, welche bei vielen Arten erblich fixiert ist und jedenfalls nur durch vieljährige abweichende Einflüsse aufgehoben werden kann[2]).

Bei den sommergrünen Pflanzen ist der Bau der Laubblätter gewöhnlich überhaupt nicht oder doch nur schwach xerophytisch, sondern ist in der Mehrzahl der Fälle mesophytisch, weil eben meist die Vegetationszeit genügend feucht ist. In Ägypten[3]) und dem Niederungslande von Madeira[4]), wo die Luftfeuchtigkeit und die Niederschläge selbst im Winter gering sind, zeigen die einjährigen Kräuter an den unkultivierten Flächen Schutzeinrichtungen gegen die Trockenheit, welche den Pflanzen auf den bewässerten Feldern und Äckern fehlen. Der Schutz

[1]) Drude 1913.

[2]) Vergl. übrigens S. 166, Volkens 1887, 1912; Drude 1913, S. 162.

[3]) Volkens 1887.

[4]) Vahl 1904 b.

gegen Verdunstung ist bei den einzelnen Arten um so mehr ausgeprägt, je mehr diese ihre Vegetationszeit über das Einsetzen der Trockenzeit hinaus ausdehnen. Nach Kerner[1]) sind die Blätter der laubwechselnden Gehölze an den österreichischen Küsten deshalb so oft unterseits stark behaart, weil die Sommer so trocken sind.

II. Bewegungen der Blätter und Stengel

Ganz anders wird die verdunstende Oberfläche bei anderen Pflanzen verkleinert, z. B. bei einem Teile der Gräser, die bei trockenem Wetter ihre Blätter zusammenrollen, so daß selbst breite Blätter dadurch röhren- oder fadenförmig werden. Dieses findet sich z. B. beim Helm *(Calamagrostis [Ammophila] arenaria)*, bei *Weingaertneria (Corynephorus) canescens*, *Festuca*-Arten, *Anthoxanthum odoratum* und vielen anderen Heide-, Dünen- und Steppengräsern; in den Mittelmeerländern z. B. bei

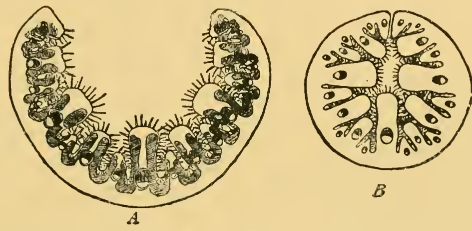


Fig. 98. *Calamagrostis* (*Ammophila, Psamma*). Blattquerschnitt *A* bei feuchtem, *B* bei trockenem Wetter. (E. Warming.)

Arten von *Stupa, Lygeum, Aristida*[2]). Auch bei Gräsern des Salzbodens, wie *Triticum junceum*, kommt es vor. Je nachdem die Trockenheit der Luft wächst, rollen sich die Blätter ein, und dadurch wird die transpirierende Oberfläche, auf der die Spaltöffnungen ausschließlich oder vorzugsweise liegen, der Verdunstung entzogen; die Spaltöffnungen werden mehr oder weniger in „windstille" Räume eingeschlossen. Bei feuchtem Wetter breiten sich die Blätter wieder aus. Auch bei den Cyperaceen kommen ähnliche, obgleich weniger starke Bewegungen vor. Bei den Gräsern spielen die Gelenkzellen (cellules bulbiformes, Duval-Jouve), die in den Furchen der Blattoberseite liegen, eine Rolle; sie sind höher als die anderen Epidermiszellen, und ihre aus Cellulose bestehenden Wände falten sich beim Einrollen des Blattes leicht ein. Die bewegende Kraft scheint am ehesten in dem Bastgewebe zu liegen, das sich gewöhnlich auf der Unterseite der Blätter findet und das nach den Umständen entweder Wasser aufnimmt oder abgibt und dadurch quillt oder einschrumpft.

[1]) Kerner 1886.

[2]) Duval-Jouve 1875; Tschirch 1882; Warming 1891 u. a.

Der Turgor des Mesophylls scheint jedoch, jedenfalls in gewissen Fällen, eine wichtige Rolle zu spielen[1]).

Einige Dikotylen zeigen ähnliche Bewegungserscheinungen, z. B. *Hieracium pilosella*, *Antennaria dioeca*, *Crepis tectorum* (nach Wille), westindische *Croton*-Arten, *Euphorbia paralias* (west- und südeuropäische Dünenpflanze; nach Giltay). Die Blätter von *Erica tetralix* sind auf feuchtem Boden weniger eingerollt als auf trockenem Boden[2]); ebenso die Blätter von *Ledum palustre*.

Selbst bei so xerophytisch gebauten Pflanzen, wie es die Hauslauchpflanzen sind, kann man oft beobachten wie sie in Trockenperioden ihre Rosetten zusammenziehen, so daß die inneren Blätter in den äußeren vollständig versteckt werden; stellt sich nun wieder Regen ein, breiten sich die Rosetten sternförmig aus.

Von Kryptogamen können Farne (Wittrock u. Briosi) und einige Moose, namentlich *Rhacomitrium*- und *Polytrichum*-Arten genannt werden; bei trockenem Wetter sind die Blätter von *Rh. canescens*, ähnlich auch von *Polytrichum piliferum*, zusammengebogen, und die Sprosse durch die dicht vereinigten, langen Haare ganz grau; wenn Feuchtigkeit (auch feuchter Boden) vorhanden ist, sind sie sternförmig ausgebreitet. *Polytrichum* kann die Blattränder über die assimilierenden und dünnwandigen Zellen der Blattmitte legen.

Sehr bekannt ist *Selaginella lepidophylla* aus den nordamerikanischen Wüsten; in Trockenheit rollt sie sich dicht zusammen, bei Wasserzufuhr breitet sie sich aus. *Selaginella lepidophylla* (Fig. 99) vermag monatelang anhaltender Trockenheit zu widerstehen. Nach Wittrock kann sie sogar über 10 Jahre in trockenem Zustande leben. Regen und Tau wird besonders durch Haare auf den Enden der Blätter sitzen (Stahl). Auch unter den Farnen finden sich mehrere aus den Gattungen *Pelloa*, *Cheilanthes* und *Notochlaena*, die sich bei zunehmendem Wasserverlust einwärts rollen, so daß nur noch die mit zahlreichen Schülfern bedeckte meist rostfarbene Unterseite sichtbar ist.

III. Dauernde Verkleinerung von Laubblatt und Luftsproß

Bei den meisten Pflanzen unserer gemäßigten Klimate ist eine verhältnismäßig geringe Körpermasse von einer großen Oberfläche überzogen; bei vielen Xerophyten ist es umgekehrt; dies wird sehr zweckmäßig sein, denn hier hat die größtmögliche Pflanzenmasse die möglichst kleinste verdunstende Oberfläche.

Bei sehr vielen Xerophyten sind die verdunstenden Organe, d. h. namentlich die Laubblätter, außerordentlich an Größe und Ober-

---

[1]) Duval-Jouve 1875; Tschirch 1882.

[2]) Graebner 1895.

flächenausdehnung reduziert, also klein, und damit treten auch Abweichungen in der gewöhnlichen Physiognomie des ganzen Sprosses auf, besondere xerophile Sproßformen in einer Reihe verschiedener Abänderungen. Wassermangel wirkt verkleinernd (Kap. 4); an trockenen, sandigen Standorten werden viele Arten zu Zwergformen. Dieselbe Art kann auf trockenem Boden kleinblättrig, auf feuchtem großblättrig sein, z. B. *Urtica dioeca*, *Viola canina*, *Erodium cicutarium*; mehrere Wüstenpflanzen entwickeln bei Beginn der Regenzeit große Blätter, aber später viel kleinere oder fast gar keine, z. B. *Zilla*, *Alhagi* u. a. Die Kleinheit



Fig. 99. *Selaginella lepidophylla*, links bei feuchtem, rechts bei trockenem Wetter. (Nach Hieronymus.)

des Blattes ist hier direkt eine Folge der Trockenheit[1]). Aber Wassermangel hat vermutlich auch beigetragen, eine Reihe erblich konstanter Typen zu schaffen, namentlich folgende, die sich durchgehends dadurch auszeichnen, daß sie eine verhältnismäßig unbedeutende Assimilationsarbeit verrichten, weshalb das Wachstum langsam ist.

Blattformen. Die Blätter der Xerophyten sind gewöhnlich steif und lederartig, was besonders durch die dicken, stark cutinisierten Wände der Oberhautzellen hervorgerufen wird („Sklerophyll")[2]). Dazu kommt,

[1]) Vergl. Henslow 1894; Scott Elliot 1905; Percy Groom 1892 u. a.

[2]) Von σκληρός hart und φύλλον Blatt.

daß sie gewöhnlich ganzrandig sind und auch meist ungeteilt. Die meisten Arten sind immergrün. Die wichtigsten Blattformen sind folgende:

1. Das Nadelblatt oder pinoïde Blatt (bei Koniferen, Proteaceen, *Ulex Europaeus* u. a.). Es ist lang, linealisch, spitz, steif und hat häufig ein mehr oder weniger centrisches Chlorophyllgewebe. Die Beziehung dieses Blattes zur Transpiration geht daraus hervor, daß die Blattoberfläche im Verhältnis zu dem Volumen viel kleiner als bei dem flachen Blatt mit demselben Volumen, die Verdunstungsoberfäche also relativ geringer ist. Dasselbe gilt von den folgenden Blattformen.



Fig. 100. *Agathosma erectum*, typisches Rollblatt. (Nach Engler.)

2. Das ericoïde Blatt ist ein Rollblatt, d. h. die Ränder erscheinen umgerollt, entweder nach unten oder auch (viel seltener, z. B. bei *Passerina*) nach oben gerollt; dadurch wird es besonders gut abgesteift und außerdem entsteht so eine windstille Furche, worin die Spaltöffnungen verborgen sind. Ericoide Blätter sind häufig kurz oder auch linealisch und finden sich bei *Erica*, *Calluna*, *Cassiope* u. a. Ericaceen, *Empetrum*, Epacridaceen, Proteaceen, Myrtaceen, *Berberis empetrifolia* (Chile), bei südafrikanischen Thymelaeaceen, Kompositen, Rhamnaceen, Rubiaceen, und bei Arten anderer Familien, die an Stellen mit starker Transpiration oder auf dem sauren Boden der Heiden wachsen (Fig. 100).

Die ericoiden Blätter sind gewöhnlich sehr klein, an den ericoiden Sprossen stehen sie aber sehr zahlreich und dicht als Ersatz für die Kleinheit.

3. Das schuppenähnliche Blatt ist breit und kurz, angedrückt, aufwärts gerichtet, bisweilen herablaufend. Die Spaltöffnungen sind an der Oberseite angebracht, also nicht an der nach außen gekehrten organischen Unterseite (Fig. 88). Es findet sich bei vielen Cupressoideen und Pflanzen der verschiedensten anderen Familien, z. B. bei Scrophulariaceen (*Veronica thuyoides* und *V. cupressoides* auf den Gebirgen Neuseelands)[1], Santalaceen, Tamaricaceen, Kompositen, Umbelliferen (Beisp. *Azorella* auf den Hochgebirgen von Südamerika und in antarktischen Gegenden), in den Macchien des Kaplandes[2]) bei Kompositen, Bruniaceen, Chenopodiaceen, Valerianaceen der Anden u. a. (Fig. 101).

---

[1]) Cockayne, Diels.
[2]) Marloth 1908.

Der mit solchen schuppenförmigen Blättern besetzte Sproß kann cupressoïd oder lepidophyll[1]) genannt werden.

4. Das borsten- oder fadenförmige Blatt bei sehr vielen grasähnlichen Monokotyledonen ausgebildet; es ist meist auf der Oberseite gefurcht oder rinnenförmig, und die Spaltöffnungen sind in den behaarten Furchen verborgen. Bewegungen je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen kommen vor, z. B. bei *Festuca ovina*, *Weingaertneria* (*Corynephorus*) *canescens*, vielen Wüsten- und Steppengräsern, Gräsern in den Hochgebirgen (S. 217, Fig. 98). Geteilte Blätter haben oft sehr ähnliche, kleine und stielrunde Abschnitte (z. B. bei *Artemisia campestris*).

5. Das juncoïde Blatt (Binsenblatt) schließt sich hier an; es ist lang, stielrund, nicht gefurcht (*Juncus*-Arten, mehrere Cyperaceen

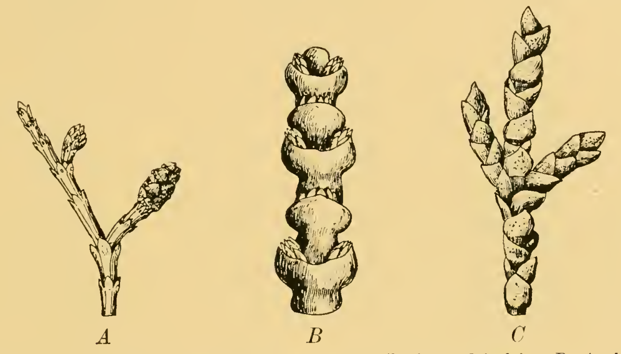


Fig. 101. Pflanzen mit Schuppenblättern. *A. Callitris quadrivalvis. B. Anabasis articulata. C. Tamarix pauciovulata.* (Alle nach Engler.)

[*Scirpus* usw.], einige Umbelliferen in den Hochgebirgen von Südamerika)[1]). Diese Form trifft man meist auf nassem, kaltem, den Winden ausgesetztem Boden (S. 229).

6. Das myrtoïde Blatt. Ohne zu einem bestimmten der vorhin angeführten Typen zu gehören, kommen sehr viele andere an starke Verdunstung angepaßte Blattformen vor; manche sind schmal und steif und mehr oder weniger zurückgerollt (z. B. bei *Lavandula*, *Hyssopus* und anderen Arten der Mittelmeerländer); andere sind breiter und flach (*Dryas*, *Rhododendron Lapponicum*, viele Campospflanzen aus Brasiliens Campos u. a.; Fig. 102).

„Myrtoïd" können solche Blätter genannt werden, welche wie bei *Myrtus communis*, *Nerium*, *Olea*, *Rhododendron*-Arten verkehrt-eiförmig, länglich, elliptisch sind, oder doch sonst ganz ungeteilt erscheinen, die

---

[1]) Goebel 1891—92.

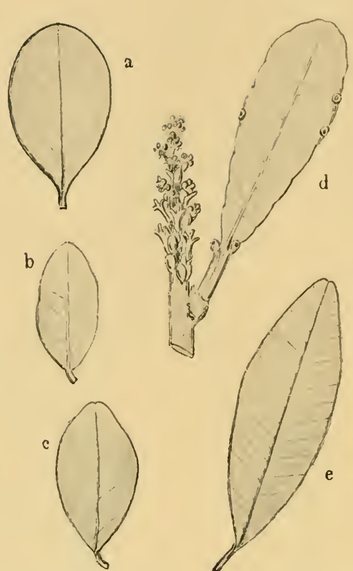


Fig. 102. Allgemeine Blatttypen der Sklerophyten-Sträucher im Camposgebiet von Rio Grande (Südbrasilien).
a Myrcia palustris. b Campomanesia aurea. c Anisomeris obtusa. d Excoecaria (Sapium) biglandulosa var. *Sellowiana. e Chrysophyllum marginatum.*
(Gezeichnet von Lindman.)



Fig. 103. Blütentragender Flachsproß von *Xylophylla.* (Nach Baillon.)



Fig. 104. Zweig einer heterophyllen *Acacia. a* Doppelt gefiedertes Blatt; *b* desgleichen mit beginnender Phyllodienbildung; *c* völlig ausgebildetes Phyllodium. (Nach Warming-Johannsen.)

keinerlei Zähnung, Lappung oder ähnliches zeigen. Es mögen hier auch die blattähnlichen Kurzsprosse (Kladodien) von *Ruscus aculeatus* (Fig. 112) und anderen Arten, von *Semele androgyna*, *Xylophylla* (Fig. 103) usw. angeschlossen werden. Ferner die Phyllodien der Acacien, Fig. 104, 105. Diese Gebilde sind immergrün, flach, lederartig, steif und im wesentlichen durch die dickwandige Epidermis geschützt.



Fig. 105. *A, B, E. Carmichaelia australis. A.* Keimpflanze; *B.* verflachte Sporenspitze vergrößert; *E.* Sproß der ausgewachsenen Pflanze; *C.* Keimpflanze von *Acacia alata*; *D.* Blätter von *Acacia conspicua*, *a* Kotyledon, *b—d* zeigen den Übergang zu den Phyllodien. — Bei *A—D* ist *k* Kotyledon, *cl* Kladodium, *ph* Phyllodinm, *st* Achselblatt. (*A, D* nach F. Hildebrand, *C* nach der Natur.)

Dieser Typus läßt sich vielleicht zweckmäßig in mehrere zerlegen, z. B. den Typus des *Nerium* (Oleander-Typus), des Olivenbaumes, der Sapotaceen usw. Derartige Blattgestalten finden sich besonders bei Holzpflanzen der tropischen, subtropischen und warm temperierten Länder, und sind besonders in Ländern mit Winterregen häufig; auch in so kalten und feuchten Klimaten wie auf den südlichen Inseln Neuseelands kommen nach Cockayne solche Sklerophyllwälder vor.

Xerophyten haben noch andere, im folgenden erwähnte Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration. (Hierher gehörige Litteratur besonders bei Vesque, Volkens, Goebel, Warming, Henslow, Schimper.)

Die Sprosse der mit den genannten Blattformen (besonders 1, 2, 3) ausgestatteten Pflanzen sind gewöhnlich überaus blattreich. Die Anzahl der Blätter ersetzt ihre geringe Größe teilweise; ferner wird vermutlich auch das Zusammendrängen der Blätter auf den kurzgliedrigen Sprossen die Transpiration weniger stark machen.

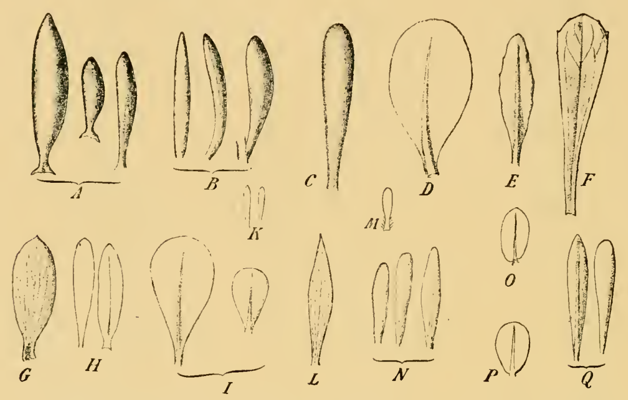


Fig. 106. Blätter tropisch-amerikanischer Halophyten. *A.* Aizoaceae (*Sesuvium portulacastrum*, Fig. 107, S. 225); *B.* Batidaceae (*Batis maritima*); *C.* Borraginaceae (*Tournefortia gnaphalodes*); *D.* Goodeniaceae (*Scaevola Plumieri*); *E.* Cruciferae (*Cakile aequalis*, s. Fig. 95); *F.* Calyceraceae (*Acicarpha spathulata*); *G.* Compositae (*Borrichia arborescens*); *H.* Amarantaceae (*Philoxerus vermiculatus*); *I.* Compositae (*Baccharis dioeca*); *K.* Amarantaceae (*Alternanthera* [*Lithophila*] *muscoides*); *L.* Rubiaceae (*Ernodea litoralis*); *M.* Compositae (*Pectis humifusa*); *N.* Borraginaceae (*Heliotropium curassavicum*); *O.* Euphorbiaceae (*Euphorbia buxifolia*); *P.* Portulacaceae (*Portulaca oleracea*); *Q.* Phytolacaceae (*Suriana maritima*). (Eug. Warming, 1897.)

Von den unter 1—6 erwähnten steifen oder meist lederartigen und trockenen Blättern (Sklerophyllen) weicht besonders ab:

Die Blattform der Saftpflanzen (Blattsucculenten). Dieses Blatt ist nicht wie die vorigen mechanisch versteift durch verdickte Epidermiswände, Sklerenchym und dergleichen, sondern es erhält seine Steifheit durch die Dicke und den Saftreichtum. Es ist mehr oder weniger stielrund, linealisch, länglich oder spatelförmig usw., es hat meist keine Zähne oder andere Einschnitte (Beisp. *Sedum acre*, *Sempervivum tectorum*, *Mesembrianthemum*-Arten, Chenopodiaceen, *Batis maritima*, Orchidaceen). Diese Form hat eine relativ kleinere Verdunstungsfläche, als wenn dieselbe Masse flach ausgebreitet wäre. Henslows Meinung,

daß die Sukkulenz eine direkte Wirkung der umgebenden Naturverhältnisse sei, ist wahrscheinlich richtig. Indessen sind doch nicht

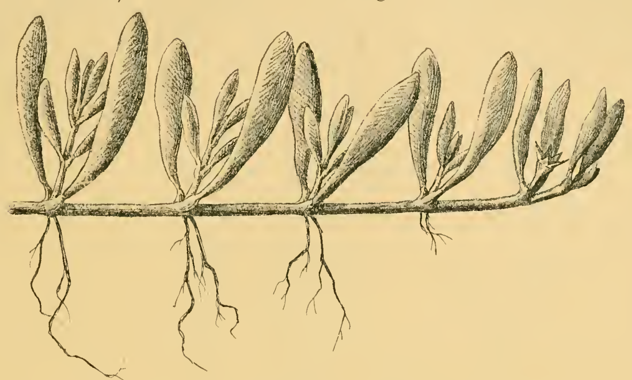


Fig. 107. *Sesuvium portulacastrum* aus Westindien. (F. Börgesen 1909.)



Fig. 108. *Baccharis genistelloides*, *a.* f. *crispa*, Südbrasilien. (Gezeichnet von C. A. M. Lindman 1900.)

alle Sukkulenten Xerophyten, wir finden unter ihnen nicht nur Schatten-, sondern sogar Sumpf- und Wasserpflanzen (z. B. *Sedum*-Arten, *Bulliarda* u. a.). Vergl. Fig. 23, 24, sowie Fig. 106 und 107.

Sproßformen. In Verbindung mit den im vorhergehenden erwähnten, vom breiten, dünnen, weichen, mesophytisch gebauten Blatte abweichenden eigentümlichen Blattformen steht eine entsprechende Reihe



Fig. 109. *Muehlenbeckia platyclada.* Typischer, bandförmiger, blattloser Stengel. (E. Graebner; nach der Natur.)

von Sproßformen, welche den Blattformen analog pinoïd, ericoïd, cupressoïd resp. lepidophyll, oder myrtoïd genannt werden können.

Außerdem gibt es eine Reihe Sproßformen, welche speziell erwähnt werden müssen, weil sie blattlos sind.

„Blattlose“ Sprosse, das sind mit sehr reduzierten oder bald abfallenden Blättern versehene; das Laubblatt ist verschwunden, der Stamm hat dessen Funktion übernommen und hat Palisadengewebe ausgebildet. Die Epidermis solcher Sprosse funktioniert naturgemäß eine Reihe von Jahren. — Blattlose Sprosse sind folgende.



Fig. 110. *Spartium junceum*, blühender Rutensproß. (E. Graebner; nach der Natur.)

1. Die geflügelten, oft blattlosen, oft blattähnlichen schon erwähnten Stengel. Sehr viele Pflanzen mit flachen oder geflügelten Stengeln oder herablaufenden Blättern, z. B. *Baccharis triptera* in Brasilien (Fig. 108), *Genista sagittalis*, *Muehlenbeckia platyclada* (Fig. 109), *Carmichaelia australis* (Fig. 105), *Colletia*-Arten (Fig. 113) u. a.

Diese Sproßformen sind gewöhnlich blattlos; der Stengel tritt an die Stelle der Laubblätter.

2. Der Rutensproß (die Spartiumform). Die Sprosse sind rutenförmig, aufrecht, schlank und oft sehr verzweigt; die Blätter sind bei



Fig. 111. Sproß von *Sphaerolobium*, typischer Rutensproß. (E. Graebner; nach der Natur.)

einigen Arten noch recht groß (z. B. bei *Genista tinctoria*, *Spartium junceum*), fallen aber meist bald ab, bei anderen haben sie von Anfang an eine sehr reduzierte Form und keine Funktion. Die Stengel sind

durch viele Jahre grün, sind stielrund oder tief gefurcht mit Spaltöffnungen und Palisadengewebe in den Furchen, während die Rippen mechanisches Gewebe enthalten. Diese Form ist bei einem Teile der Leguminosen der Mittelmeerländer sehr verbreitet (besonders bei Genisteen; Arten von *Genista*, *Retama*, *Cytisus*), bei *Casuarina*, *Ephedra*, mehreren Chenopodiaceen, z. B. bei *Anabasis* (die jedoch zunächst zu den Halophyten gehört), bei *Capparis aphylla*, *Periploca aphylla*, *Polygonum equisetiforme* usw.[1]). Abbildungen vergl. Fig. 110, 111.



Fig. 112. *Ruscus aculeatus*, blattartiger Flachsproß. (E. Graebner; nach der Natur.)

Fig. 113. *Colletia*, typischer Dornensproß. (E. Graebner; nach der Natur.)

3. Der juncoïde Sproß. Die bei vielen *Juncus*-Arten und Cyperaceen vorkommenden hohen, stielrunden, blattlosen und unverzweigten Sprosse (in der Form den Blättern eines Teiles derselben Arten ähnlich). Über das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche gilt das oben Angeführte. Diese Sproßform findet sich auch bei sehr vielen Sumpfpflanzen derselben beiden Familien (*Scirpus lacustris*, *Sc. palustris*, bei den *Junci genuini* usw., wie früher angeführt). Hierher gehören z. B. auch Restionaceen, Irideen (*Bobartia spathacea*) und andere Pflanzen Südafrikas[2]).

---

[1]) Pick 1881; Volkens 1887; Schube 1885; Ross 1887; Nilsson 1887; Briquet; Schimper 1898.

[2]) Marloth 1908.

4. Das nadelförmige Kladodium bei *Asparagus* steht der pinoïden Form am nächsten.



Fig. 114. *Salicornia ambigua*; Westindien. (Warming gez.; Börgesen 1909.)

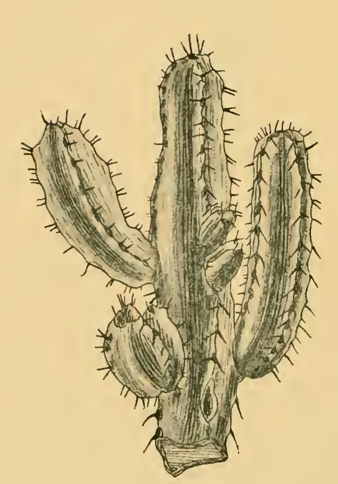


Fig. 115. *Euphorbia resinifera*. (Nach Engler.)

5. Der Flachsproß, eine blattlose, sehr flache Sproßform, die gewöhnlich senkrecht oder kantenständig ist, findet sich bei *Muehlenbeckia platyclada* (*Coccoloba*), *Ruscus*, *Semele*, *Phyllocladus*, *Carmichaelia australis* u. a. und wird wohl teilweise am besten mit dem sklerophyllen myrtoïden Typus vereinigt werden können (siehe S. 221; Fig. 102, S. 222, Fig. 103, S. 222, Fig. 105, S. 223, Fig. 108, S. 225, Fig. 109, S. 226 f., Fig. 112, S. 229).

6. Der Dornensproß, wie er z. B. bei *Colletia*, *Ulex* u. a. ausgebildet ist (Fig. 113).

7. Der salicornoïde Sproß ist stielrund, fleischig, langgliederig, mit schuppenförmigen Blättern oder blattlos (*Salicornia*, *Arthrocnemum* und andere Chenopodiaceen, Fig. 114).

8. Die Cacteenform, mit verschiedenen Unterformen, ist bei *Cactaceen, Euphorbia, Stapelia* usw. zu finden (vergl. S. 185). Sie wird unter den Saftpflanzen nochmals erwähnt werden. Vergl. Fig. 79, S. 187 und Fig. 115.

C. Hemmung der Transpiration durch bedeckende Organe

Es ist klar, daß, wenn lufthaltige Teile, in und zwischen denen die Luft sehr festgehalten wird, eine transpirierende Fläche bedecken, die Transpiration dadurch sehr wesentlich herabgesetzt werden kann. Dieses Mittel findet sich bei vielen Xerophyten auf mehrfache Art angewandt.

Haarbekleidung. Der Gegensatz zwischen Hydrophyten und Xerophyten tritt hier besonders deutlich hervor: jene sind sozusagen kahl, diese oft stark grau- oder weißfilzig und wollhaarig, oft silberglänzend (daher häufige Artnamen wie *argentea*, *canescens*, *sericea*, *tomentosa* u. a.); diese Farben werden durch die in und zwischen den Haaren eingeschlossene Luft hervorgerufen. Nur tote, mit Luft erfüllte Haare sind zu diesem Zwecke geeignet. Man weiß seit sehr langer Zeit, daß sonst kahle Arten auf trockenen Stellen behaart und behaarte hier stärker behaart werden, als auf feuchten (*Ranunculus bulbosus*, *Polygonum persicaria*, *Mentha arvensis*, *Stachys palustris* u. a.); die etiolierten Kartoffelsprosse sind in feuchter Luft fast kahl, in trockener behaart[1]). Marloth hat festgestellt, daß viele Charaktere der südafrikanischen Wüstenpflanzen veränderliche Anpassungen sind, welche sich in der Kultur oder in einem minder sonnenreichen Klima ändern. Von Abbildungen vgl. Fig. 20, 21, S. 38, 39; Fig. 116.

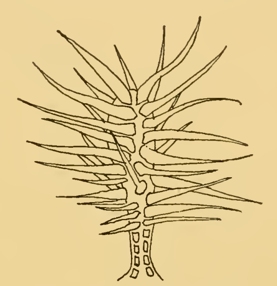


Fig. 116. *Stachys Aegyptiaca*, ein Haar der Blattfläche, 140 : 1. (Nach Volkens.)

Zahlreiche Pflanzen auf den Felsen des Mittelmeeres[2]) oder in den trockenen Gebüschen Westindiens, mannigfaltige Wüsten-, Steppen- und Hochgebirgspflanzen[3]) sind mit Wollhaaren bekleidet. Am stärksten filzig ist vielleicht die Komposite *Espeletia* auf den Hochgebirgen von Südamerika, bei der mehrere Filzschichten übereinander lagern[4]). Die Wolle ist ein Sonnenschirm, sie gleicht plötzliche Temperaturschwankungen aus und setzt wie ein Stück Filz die Verdunstung herab. Eine besondere Form ist das Schildhaar, das den damit dicht bekleideten Pflanzen einen eigentümlichen Silberglanz verleiht: bei Elaeagnaceen, *Croton*-Arten u. a.

[1]) Vesque u. Viet 1881.

[2]) Für Corsica vergl. Rikli 1903.

[3]) Vergl. Lazniewski 1896; Goebel 1889—93, II.

[4]) Goebel 1889—93, II; vergl. die Abbildungen 20, 21, S. 38, 39.

Die Haarbekleidung befindet sich fast immer auf der Unterseite, dort, wo die Spaltöffnungen liegen, ist sie am dichtesten. Junge Stengel und Blätter sind oft besonders dicht behaart, dichter als die älteren, im Einklange mit ihrem größeren Bedürfnis nach Schutz gegen starke Transpiration. Bisweilen sind die in den trockenen Gegenden der Tropenländer nach der trockenen Zeit zuerst entwickelten Blätter viel filziger und sehen ganz anders aus, als die später erscheinenden, größeren und mehr grünen[1]).

Nach Marloth[2]) sind die Haare des „Silberbaumes" (*Leucadendron*) im Kaplande beweglich; bei genügender Wasserzufuhr stehen sie in einem Winkel von etwa 30^{0} von der Blattfläche ab, so daß die Luft leicht zu den Spaltöffnungen dringen kann, bei Wassermangel aber legen sie sich dicht übereinander und bilden dann einen äußerst wirksamen Verschluß.

Eine besondere Gruppe von Xerophyten, nämlich die Succulenten, haben aber keine Haarbekleidung, sie sind im allgemeinen ganz kahl (die meisten Cacteen, *Aloe-* und *Agave*-Arten u. a.).

Die Haarbildung ist wohl, wie alle anderen Mittel der Selbstregulierung der Pflanzen, eine direkte Anpassung ans Klima. Über die wirkenden Ursachen äußert Henslow[3]) im Anschluß an einen Gedanken von Mer die Meinung, daß Haare durch lokale Ernährung in Korrelation mit der Unterdrückung des Parenchyms erschienen; in demselben Verhältnis wie das Parenchym gehemmt werde, würden Haare zu dessen Kompensation ausgebildet. Hiermit sind wir jedoch im Verständnis der Korrelation zwischen Behaarung und Trockenheit nicht viel weiter gekommen, selbst wenn die Hypothese richtig sein sollte.

Bedeckende Blätter.

Alle jungen Sproßteile sind auf irgend eine Weise gegen starke Transpiration und starkes Licht geschützt, namentlich durch ältere Blätter, Nebenblätter, Knospenschuppen usw.[4]).

Zuerst mögen behandelt werden die Knospenschuppen, die wir typisch bei den laubwechselnden Bäumen der gemäßigten und der kalten Gegenden finden, die aber auch in den Tropen auftreten. Durch Verkorkung, Haarbildung, Harzbildung u. ähnl. werden sie für ihre Aufgabe ausgebildet, die noch in der Knospe ruhenden jungen Blätter gegen Transpiration, desgleichen die Knospen bei der Belaubung gegen Temperaturwechsel zu schützen[5]) (Fig. 117).

---

[1]) Schinz 1893.
[2]) Marloth 1909.
[3]) Henslow 1894, 1895.
[4]) Vergl. Percy Groom 1893; Raunkiär 1895—99.
[5]) Grüß 1892; Feist 1884; Cadura u. a.

In manchen Klimaten sind Knospenschuppen selten oder jedenfalls äußerst klein, wie auch die Verjüngungsknospen selbst. Bei den Bäumen der tropischen Regenwälder und bei anderen Tropenbäumen sind äußerst selten schuppenbedeckte Knospen zu finden[1]).

Selbst in Wüstengegenden, wie es z. B. „The Death Valley" in Nordamerika ist, sind Knospenschuppen selten. Coville[2]) schreibt: „Schuppige Knospen sind fast unbekannt bei den Wüstensträuchern". Dasselbe ist der Fall bei vielen Gehölzen in den Mittelmeerländern mit Winterregen und in tropischen Regenwäldern[3]).

Die jungen Knospenteile vieler xerophytischer Moose sind durch weiße Haare an den Spitzen der alten Blätter geschützt (*Polytrichum piliferum* u. a.).



Fig. 117. *Aesculus hippocastanum*, Roßkastanie, junger Sproß, am Grunde (*S*) noch die bald abfallenden Knospenschuppen. (E. Warming phot.)

Nebenblätter, Blattscheiden (z. B. bei gewissen Dünengräsern) können denselben Dienst leisten, ohne Knospenschuppen im engeren Sinne genannt werden zu können[4]), desgleichen die häutigen Nebenblätter von *Paronychia*-Arten, *Herniaria* u. a., die die jungen Sproßteile mit einer dichten, silberglänzenden Decke bekleiden.

Alte Blätter und Blattreste leisten in vielen Fällen dieselben Dienste. Tunicagräser nennt Hackel solche Gräser, deren untere Blatteile nach dem Absterben der oberen sehr lange stehen bleiben,

---

[1]) Warming 1892, mit Abbildungen.

[2]) Coville 1893, S. 53.

[3]) Schimper 1898, S. 329—351.

[4]) Vergl. Warming 1907—1909, Figuren.

entweder als dicht und fest schließende Scheiden oder in ausgefaserter Form. Sie finden sich bei Dünen-, Steppen- und Wüstengräsern (z. B. bei



Fig. 118. *Nardus stricta,* ein Tunicagras; am Grunde die einhüllenden toten Blattscheiden. (E. Graebner; nach der Natur.)

Nardus stricta, Andropogon villosus, Scirpus paradoxus, S. Warmingii, Aristida-Arten), setzen die Verdunstung herab und sammeln Wasser[1]). Dieselben Schutzeinrichtungen zeigen auch Velloziaceen der Berggipfel und der Hochebenen Brasiliens[2]). Vergl. die Fig. 82, S. 191 und 118 und 119.

Bei gewissen, besonders bei südafrikanischen *Oxalis*-Arten finden sich eigentümlich ausgebildete bedeckende Blätter um die Zwiebeln[3]); die abgestorbenen Zwiebelschuppen von *Tulipa praecox* tragen innen einen dichten Filz. Hier müssen auch die kompakten Rasen mit dicht zusammengedrängten Sprossen und Sproßresten der S. 182 erwähnten Polsterpflanzen genannt werden, die sich in der subglazialen, besonders in der südamerikanischen Vegetation allgemein finden, und die oft so hart sind, daß man sie kaum entzweischneiden oder -schlagen kann; hier schützt ein Sproß den anderen, die alten Teile schützen die jungen[4]). Vergl. Fig. 75, S. 183.



Fig. 119. *Scirpus Warmingii* von einem kürzlich abgebrannten Campo bei Lagoa Santa in Brasilien; 1. Juni. Neue Blütenstände sprossen hervor. (Warming 1892.)

Die Wurzeln mancher Epiphyten werden gegen zu starke Verdunstung durch die Blätter geschützt, die sich dicht über sie hinlegen und die feuchte Luft um sie festhalten, z. B. bei *Conchophyllum imbricatum*[5]). Die Wurzeln eines Teiles der ägyptischen Wüstengräser (der Gattungen *Aristida, Andropogon, Elionurus, Panicum, Sporobolus*) sind in ihrer ganzen Länge mit Sandhüllen umgeben, die dadurch entstanden sind, daß die Sandkörner durch einen von den Wurzelhaaren ausgeschiedenen Klebstoff verkittet wurden[6]). Volkens faßt dieses als Verdunstungsschutz auf[7]).

---

[1]) Hackel 1890; vergl. auch Warming 1892, Figuren; Henslow 1894.
[2]) Warming 1893.
[3]) Hildebrand 1884.
[4]) Vergl. auch Lubbock 1899.
[5]) Goebel 1899.
[6]) Über ähnliche Vorkommnisse bei Dünengräsern vergl. Warming 1907—1909.
[7]) Volkens 1887.

26. Kap. **Regulierung der Beleuchtung**

Licht wirkt erwärmend auf die Pflanze und ruft dadurch Verdunstung hervor; wenn es zu stark wird, kann es das Chlorophyll zerstören. Viele Landpflanzen haben daher Einrichtungen, durch welche sie sich vor zu starker Beleuchtung schützen können (vergl. auch Kap. 2). Die Einrichtungen sind vorübergehend oder dauerhaft.

A. Bewegungen, wodurch die Beleuchtung reguliert wird

Viele Pflanzen haben eine äußerst feine Empfindung für die Stärke des Lichtes und können mit ihren Blättern oder Blättchen Bewegungen ausführen, durch die sie die Beleuchtung regulieren, indem sie für jeden

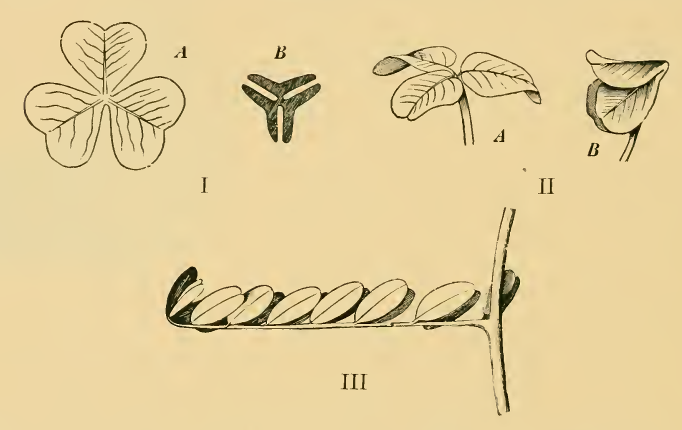


Fig. 120. I. Blätter von *Oxalis acetosella*, *A* in Tagstellung bei mattem Lichte, von oben gesehen, *B* Nachtstellung, ebenfalls von oben; II. Blätter von *Trifolium repens*, *A* in Tag-, *B* in Nachtstellung, das mittlere Blättchen schließt sich zur Deckung der Seitenblätter über diesen zusammen; III. Blatt von *Coronilla rosea* in Nachtstellung, die Fiederblättchen nach oben gerichtet. (Nach Darwin.)

Lichtgrad einen bestimmten Winkel der Blattspreite mit den einfallenden Strahlen bilden; bei matter Beleuchtung (z. B. in den Morgenstunden, bei bedecktem Himmel oder im Innern eines Waldes) werden die Spreiten möglichst dem Lichte voll ausgesetzt, so daß sie von den Lichtstrahlen unter rechten Winkeln getroffen werden (Flächenstellung); aber je nachdem das Licht stärker wird, stellen sich die Spreiten so, daß sie unter immer spitzeren Winkeln getroffen werden (Profilstellung). Dadurch werden sie relativ weniger beleuchtet und erwärmt, und die Transpiration wird dadurch auch herabgesetzt. Hier-

her gehören sehr viele Pflanzen mit zusammengesetzten Blättern, besonders aus den tropischen, trockenen Gebüschen, z. B. viele *Acacia*-Arten



Fig. 121. Junger Trieb von *Brownea coccinea*; die Blätter hängen wie der Stengel schlaff senkrecht abwärts und decken sich gegenseitig. Die jungen wie auch die älteren haben sehr ausgeprägte Träufelspitzen (vergl. S. 57, Fig. 32); verkleinert. (E. Graebner; nach der Natur.)

und andere Mimosoideen, viele Papilionaceen, Oxalidaceen (unter anderem *Oxalis acetosella*), Zygophyllaceen; auch bei Pflanzen mit einfachen Blättern, z. B. bei *Hura crepitans*, finden sich von der Lichtstärke

abhängige Bewegungserscheinungen[1]). Bei den erwähnten Pflanzen pflegen die Blätter ebenfalls nicht xeromorph gebaut zu sein. Die Blätter z. B. von westindischen Leguminosen mit der Fähigkeit, sich nach der Lichtstärke zu bewegen, sind oft (immer?) dünn und haben eine kahle und dünne Epidermis[2]). Abbildungen vergl. Fig. 120.

Die sich eben aus der Knospe entwickelnden Blätter sind oft senkrecht gestellt, oder bei einigen tropischen Pflanzen hängen sie senkrecht herab; Fig. 121. (Vergl. auch bei Wirkung der Platzregen usw. Kap. 4, S. 53).

B. Fixierte Lichtstellung

Bei der Entfaltung aus der Knospenlage usw. führen alle Blätter zunächst Bewegungen aus (durch das Wachstum bedingt) und nehmen zuletzt, wenn ihre Wachstumsfähigkeit aufhört, eine für sie günstige feste Lage an; Wiesner[3]) hat während vieler Jahre umfangreiche Untersuchungen über diese Dinge angestellt. Die meisten Blüten stellen schließlich ihre Blätter senkrecht zum stärksten zerstreuten Licht; sobald aber das intensive direkte Licht, welches zu stark ist, wirkt, nehmen sie möglichst Profilstellung ein. — Eine Verminderung der Wirkung des Sonnenlichtes und damit zugleich eine verminderte Transpiration werden auch durch dauernde Profilstellung oder ähnliche Stellungen der assimilierenden Flächen hervorgerufen, so daß das starke Licht (besonders der Mittagssonne) sie mitten am Tage unter spitzen Winkeln trifft. Dies ist z. B. der Fall bei den sogenannten Kompaßpflanzen, zu welchen in unserer nordeuropäischen Flora *Lactuca scariola* gehört, dessen Blätter sich an stark von der Sonne beleuchteten Orten streng nordsüdlich aufrecht stellen[4]), werden sie dagegen seitlich durch Bäume, Mauern usw. morgens oder abends beschattet, weicht ihre feste Lage je nach der Stärke der Beschattung von der Mittagslinie ab. Von anderen Kompaßpflanzen sei namentlich *Silphium laciniatum* (Nordamerika) genannt. Vergl. Fig. 8, 9.

Nach Marloth[5]) sind solche in die Mittagslinie eingestellte Blätter in der Kapflora häufig; es gibt kaum eine Familie, von der nicht der eine oder andere Vertreter diese Einrichtung besäße, soweit die Blätter groß genug sind, selbst *Crassula falcata* zeigt diese Einrichtung. Durch Versuche fand er, daß diese Pflanze immer ihre Blätter in die Meridianlinie stellt.

---

1) Vergl. C. Darwin 1880.
2) Warming 1899 b.
3) Wiesner 1876 usw.; vergl. S. 12, Fußnote und 1908, 1909.
4) Stahl 1880, 1881.
5) Marloth 1908.

Kantenständige Blätter haben viele andere Arten, wie mehrere australischen *Eucalyptus*-Arten, *Acacia*-Arten und Proteaceen, *Laguncularia racemosa* u. a. in Westindien, *Bupleurum verticale* (Spanien), südafrikanische *Statice*-Arten usw.

Senkrecht oder steil und steif aufwärts gerichtete Blattspreiten sind bei Xerophyten häufig, die in starkem Sonnenlichte wachsen, z. B. bei *Coccoloba uvifera*[1]) (Westindien), Fig. 8, S. 23, vielen Gräsern (*Brachypodium ramosum*, *Festuca ovina* u. a.), *Calluna*, *Peucedanum cervaria*[2]), *Helichrysum arenarium* u. a. Seltener sind senkrecht hinabhängende Blattspreiten. Die Flachsprosse, Rutensprosse usw. (S. 227—229) schließen sich hier eng an.

Runzeln und Falten der Blattspreiten wirken vielleicht ähnlich und sind desto häufiger, je trockener das Klima ist, z. B. bei der neuseeländischen *Myrtus bullata*, in Westindien bei *Lippia involucrata*,

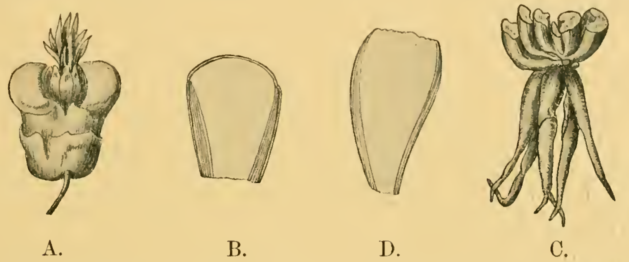


Fig. 122. Fensterblätter. A. *Mesembrianthemum opticum*, blühend, $^1/_1$; B. Längsschnitt durch ein Blatt. C. *Haworthia truncata*, D. Längsschnitt durch ein Blatt. (Nach Marloth.)

Plumeria alba u. a.[3]), in der ägyptischen Wüste bei *Salvia* und *Stachys Aegyptiaca*, *Pulicaria* und *Urginea undulata* u. a.[4]), bei uns z. B. bei *Vicia cracca*[5]).

Da diese Stellungsverhältnisse in der Regel erst während der Entwicklung des Individuums durch Drehungen, Krümmungen usw. erreicht werden, so werden sich die Blätter gewiß bei allen Arten der genannten Pflanzenformen nach der Natur des Standortes verschieden stellen. Der Sonne, der Trockenheit und dem Winde ausgesetzt, sind die Blätter weit mehr aufwärts gerichtet, kantenständig oder gekräuselt usw., als im Schatten und in feuchter Umgebung, namentlich in feuchter Luft; dieses zeigen z. B. *Calluna*, *Juniperus communis*, *Lycopodium selago* und *L.*

---

1) Abbildungen bei Börgesen und O. Paulsen 1900.
2) Nach Altenkirch 1894.
3) Johow 1884.
4) Volkens 1887.
5) Warming.

alpinum[1]). Bei *Tilia argentea* stehen die der heißen Sonne ausgesetzten Blätter in Profilstellung, die übrigen in Flächenstellung[2]).

In der Anlage angeborene Profilstellung haben weiter folgende Pflanzen: die mit Phyllodien (blattförmigen, aber senkrecht gestellten Blattstielen ohne Blattspreite) ausgestatteten australischen Acacien. Hierher gehört ferner das schwertförmige Blatt bei Iridaceen, *Tofieldia* und *Narthecium*. Vergl. Fig. 104, S. 223.

Hier müssen auch die Fensterblätter Marloths[3]) erwähnt werden; dies sind Blätter von Mesembrianthemum-Arten usw., wie sie in Südafrika vorkommen; sie sind mehr oder weniger zylindrisch oder kreiselförmig, sind in der Erde versteckt, so daß nur ihr stumpfes oder ganz flaches oberes Ende sichtbar ist. In diesem der Sonne ausgesetzten Teile fehlt das Chlorophyll; hier tritt das Licht in das Blatt ein und beleuchtet das an den im Boden versteckten Seiten des Blattes angebrachte Chlorophyllgewebe (Fig. 122).

27. Kap. **Ableitung von Regen**

Oft ist es von Wichtigkeit für die Landpflanzen, daß ihre Blätter nicht zu lange von Regenwasser benetzt bleiben; besonders an feuchten Orten; in regnerischen Gebieten ist es notwendig, daß die Oberflächen schnell abtrocknen, damit die Verdunstung nicht gehemmt wird. (Über ombrophobe und ombrophile Pflanzen vergl. S. 56.)

Besonders in den tropischen Regenwäldern kann es gefährlich werden, wenn die Blätter zu lange zu naß und dadurch auch schwer sind. Es wird nicht nur die Verdunstung eingeschränkt, sondern epiphytische Algen, Flechten, Pilze, Lebermoose, ja sogar (nach Haberlandt) Bakterien siedeln sich auf den Blättern an und hindern die Kohlensäureassimilation (Fig. 123). In der Tat findet man oft die älteren Blätter vieler immergrünen Bäume in den feuchten tropischen Wäldern mit einer Masse epiphyller Arten überdeckt (Kap. 35). Es wird also sicher für die Pflanzen im Regenwalde von Vorteil sein, wenn ihre Blätter schnell trocknen können. Nach Jungner und Stahl[4]), die in der Hauptsache gleichzeitig zu denselben Ergebnissen gekommen sind, der erste in Kamerun, der andere auf Java, wird dieses durch verschiedene Mittel erreicht, namentlich durch folgende:

1. Eine glatte Cuticula, die sich nicht benetzen läßt; dieses Mittel ist sehr verbreitet.

[1]) Figuren bei Warming 1887.
[2]) Kerner 1887—1891.
[3]) Marloth 1909.
[4]) Jungner 1891 (Kamerun); Stahl 1893 (Java).

EUG. WARMING'S LEHRBUCH DER ÖKOLOGISCHEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Dritte umgearbeitete Auflage

von

Eug. Warming
Prof., Dr. phil.
København

und

P. Graebner
Prof., Dr. phil.
Berlin-Lichterfelde

Dritte Lieferung

Bogen 16—26

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1915

2. Träufelspitzen. So nennt Stahl die langen, oft von plötzlich verschmälerten Spreiten ausgehenden Spitzen, die typisch bei *Ficus religiosa* u. a. vorkommen, aber auch bei den verschiedensten Pflanzen (Farnen, Monokotylen und Dikotylen) und sowohl bei einfachen als auch bei zusammengesetzten Blättern auftreten und dazu dienen, den Regen von solchen Blättern, die sich leicht benetzen lassen, schnell abzuleiten. Sie sind natürlich abwärts gewandt; je länger und je schärfer die Spitze ist, desto schneller trocknet das Blatt. Die säbelförmige Spitze leitet das Wasser am besten ab, bisweilen in einem fast zusammenhängenden Strahle. Träufelspitzen findet man nie bei Blättern, deren Oberfläche



Fig. 123. *Anthurium Huegelii* mit epiphyllen Flechten, und *Blechnum occidentale* als Bodenvegetation in Gebüschwäldern. St. Thomas, Dänisch-Westindien. (Phot. Börgesen.)

nicht oder schwer benetzt werden kann, und gar nicht bei Xerophyten. Vergl. Fig. 32, S. 57; Fig. 57, S. 163; Fig. 121, S. 237.

3. Ferner kommen oft vertiefte Nerven vor, die das Wasser gegen die Blattspitze hinleiten. Der bogenförmige Verlauf der Nerven bei den Melastomataceen u. a. ist gleichfalls für die Wasserableitung vorteilhaft.

4. Sammetblätter beobachtet man namentlich bei krautartigen Pflanzen des Waldbodens und bei Arten der unteren Stockwerke des Waldes, wo es am meisten Schatten und Feuchtigkeit gibt. Die Zellen der Epidermis erheben sich in der Form zahlloser, niedriger Papillen, die dem Blatte einen besonderen Sammetglanz verleihen und zwischen

denen sich das Wasser infolge der Kapillarität schnell über die ganze Blattspreite zu einer sehr dünnen Schicht ausbreitet; dadurch wird erreicht, daß das Wasser schneller verdunsten kann, als wenn es nicht so ausgebreitet worden wäre. Übrigens ist über diese Papillen auch die Meinung aufgestellt worden, daß sie dazu dienten, dem Blatte mehr Licht zukommen zu lassen[1]). Viele Sammetblätter, vielleicht die sehr überwiegende Zahl derselben, sind nicht benetzbar und lassen das Regenwasser in Tropfen abrollen.

28. Kap. Wasseraufnahme bei Landpflanzen

Untergetauchte Wasserpflanzen haben in ihrer überwiegenden Mehrheit keine Organe, die dazu eingerichtet wären, Wasser zu absorbieren; das Gegenteil ist der Fall bei den Landpflanzen, deren Einrichtungen in den folgenden Abschnitten besprochen werden sollen.

I. Unterirdische Organe, die Wasser aufnehmen

Unterirdische Organe, wie Wurzeln, Rhizoiden, Mycelien usw., sind zur Wasseraufnahme bestimmt; ebenso haben einige Grundachsen wasseraufsaugende Haare, so z. B. die von *Coralliorrhiza*, *Epipogon*, *Equisetum*, *Psilotum* und von Hymenophyllaceen. Bei xerophilen Pflanzen finden sich nur wenige Abweichungen von der typischen Wurzelausbildung[2]).

Zunächst sei erwähnt, daß viele Xerophyten sehr tiefgehende Wurzeln haben, die sie in trockenen Zeiten bei dem Heranschaffen des Wassers aus großen Tiefen unterstützen werden. Man hat dieses in den Wüsten von Afghanistan (bei *Astragalus*-Arten)[3]) beobachtet, ferner in der ägyptischen Wüste (z. B. bei Koloquinte, *Calligonum comosum*, *Monsonia nivea*); Volkens[4]) fand hier Wurzeln, die 20mal länger als die oberirdischen Organe waren. *Aristida pungens* hat bis 20 m lange, verholzende Wurzeln[5]). Ähnliches ist von unseren Dünen bekannt, z. B. bei *Eryngium maritimum* (Blytt) und bei *Carex arenaria*; diese hat zwei Arten von Wurzeln: sehr feine, verzweigte, oberflächlich liegende und sehr tiefgehende, weniger verzweigte[6]). Eben dasselbe ist bei *Mesembrianthemum*-Arten in Südafrika beobachtet worden[7]). *Prosopis juliflorus* in den nordamerikanischen Wüsten hat bis 15,8 m lange

[1]) Vergl. Haberlandt 1905, und Fig. 14, S. 27.

[2]) Über die Wasserversorgung der Landpflanzen vergl. auch die neueren Arbeiten von Kearney, Shantz und Briggs 1911—1913.

[3]) Aitchison 1887.

[4]) Volkens 1887.

[5]) Price.

[6]) Buchenau; Warming 1891, 1907—1909, mit Figuren.

[7]) Marloth 1908.

Wurzeln[1]); *Welwitschia* muß ungeheuer lange Wurzeln haben. Ein besonders kräftiges Wurzelsystem haben einige Pflanzen des Hererolandes, die das Wasser aus dem tief liegenden Grundwasser emporheben müssen; Beispiel *Acanthosicyos*[2]). Die hohen Stauden der ungarischen Steppen wurzeln ungeheuer tief, und selbst auf den sonnigen Hügeln Mitteldeutschlands und des norddeutschen Flachlandes kann man bis über 3 m in die Tiefe gehende Pfahlwurzeln beobachten, die bis zu dieser Tiefe wenig Verzweigung zeigen (*Astragalus exscapus*, *Falcaria sioides*).

Eine eigentümliche Einrichtung zur Wasseraufnahme findet sich bei dem nordafrikanischen Halfagrase (*Stupa tenacissima*); dieses hat auf dem Rhizom eigentümlich gebaute Epidermiszellen, deren Aufgabe es ist, Wasser aufzusaugen[3]).

Diplotaxis harra und *Euphorbia cornuta* in Nordafrika haben horizontale, recht oberflächlich liegende Wurzeln, welche die nächtliche Taubildung ausnützen können.

2. Oberirdische Mittel zur Wasseraufnahme

Selbstverständlich muß es für viele in extremer Trockenheit lebende Xerophyten von großer Wichtigkeit sein, den Augenblick ausnutzen zu können, an dem sich Wasser vielleicht nur für kurze Zeit darbietet, und man kann von vornherein erwarten, daß besondere Mittel, die einer schnellen Wasseraufnahme dienen sollen, vorkommen. Dieses ist auch an verschiedenen oberirdischen Teilen der Fall. Es kommt hierbei teils auf die Fähigkeiten der Zellwände, teils auf solche des Zellinhaltes, Wasser aufzunehmen, an. Zunächst sei erwähnt, daß Pflanzen wie Flechten und Moose[4]) und viele Algen langes Austrocknen vertragen können (vergl. S. 48, 156, 158). Sie können, wie vielleicht gewisse andere Pflanzen, aus dem Wasserdampfe der Luft Feuchtigkeit aufnehmen; außerdem ist ihre ganze Oberfläche noch imstande, tropfbares Wasser augenblicklich aufzusaugen. Wenn die Pflanzen pulvertrocken und spröde sind, können sie in wenigen Augenblicken weich und wasserreich werden (s. die soeben genannten Seiten).

Die Wassermengen, welche die gewöhnlichen phanerogamen Landpflanzen durch ihre oberirdischen Organe aufzunehmen vermögen, sind im allgemeinen unzureichend, um den Transpirationsverlust zu decken[5]). Ausnahmen kommen besonders bei gewissen Xerophyten vor; bei ihnen sind besondere Organe zur Aufnahme von Regen und Tau bekannt.

---

1) Coville 1893.

2) Schinz 1893.

3) Trabut 1888.

4) Über die *Sphagnum*-Arten vergl. Hochmoore (4. Abschnitt, 85. Kap.).

5) Ganong 1894; Wille 1887; Kny 1895, vergl. auch Kap. 4.

Schon das Zuckerrohr z. B. hat nach Janse eine außerordentliche Fähigkeit, durch die Blätter, welche „komplizierte Regenwasserbehälter“ bilden, Wasser aufzunehmen.

Andere Einrichtungen sind folgende:

Wasseraufsaugende Haare haben Volkens und Marloth[1]) bei gewissen Wüstenpflanzen nachgewiesen: bei *Diplotaxis harra*, *Stachys Aegyptiaca*, *Convolvulus lanatus*, *Mesembrianthemum*, *Crassula* usw. Schimper[2]) sah ähnliche bei gewissen Epiphyten: bei *Tillandsia usneoides*, *Vriesea* und anderen Bromeliaceen. Diese Haare sind tot, ohne Turgeszenz, nur am Grunde enthalten sie Protoplasma, hier sind sie auch nicht cuticularisiert, und an dieser Stelle findet die Wasseraufnahme statt (vergl. S. 52, 55; Fig. 28, 29, 30, 31).

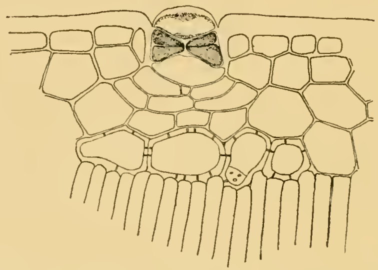


Fig. 124. Salzausscheidende Drüse von *Aegiceras corniculata* (Siam). Das Hypoderm hat 2—3 Zellschichten; darunter folgt das Palisadengewebe. Die Drüse ist hauptsächlich von einem Kranze von schmalen Zellen gebildet. (Johs. Schmidt, 1905.)

Auch Mez[3]) fand, daß einige Bromeliaceen darauf angepaßt sind, Regen, andere (z. B. *Tillandsia usneoides*) besonders Tau aufzunehmen. Die vielen feinen Haare der Cacteen sollen gleichfalls hierzu dienen[4]). (Über angeblich Wasser saugende Haare in unseren Klimaten vergl. Lundström, Wille, Henslow)[4]).

Haberlandt fand durch Versuche, daß mehrere der Seite 211 genannten Hydathoden imstande waren, Farbstofflösungen aufzunehmen, und schloß daraus, daß sie auch dazu dienen, Wasser aufzunehmen und der Pflanze zuzuführen. Dieses wird in den Tropen wohl nur an einem bestimmten Zeitpunkte des Tages stattfinden können, nämlich wenn die ersten Regengüsse fallen, einige Stunden nach 12 Uhr mittags; wenn die

---

[1]) Volkens 1887; Marloth, Tr. R. S. South. Afr. 1910.

[2]) Schimper 1884.

[3]) Mez 1904 a.

[4]) Über Haarbildungen, die als wasseraufsaugende Organe besonders an Pflanzen der gemäßigten Zonen gedeutet sind, vergl. bes. Lundström 1884; Wille 1887; Henslow 1894. Über Hydathoden siehe Haberlandt 1904 und S. 211.

Pflanze zu stark transpiriert hat, werden sie ihr dann helfen können, schnell ihren Torgor wiederzuerhalten. Die Hydathoden würden hiernach als Regulatoren für die Wasserversorgung der Pflanzen sein, das überflüssige Wasser entfernen und Wasser aufnehmen, wenn ein dringendes Bedürfnis hiernach vorliegt.

Als ein anderes Mittel werden Salzdrüsen angeführt, eigentümliche von Volkens[1]) entdeckte Drüsenhaare auf den Blättern mehrerer Wüstenpflanzen (z. B. bei *Reaumuria hirtella, Tamarix, Cressa Cretica, Frankenia pulverulenta, Statice aphylla* u. a.). Diese Drüsen scheiden Lösungen hygroskopischer Salze aus (Chloride von Natrium, Calcium

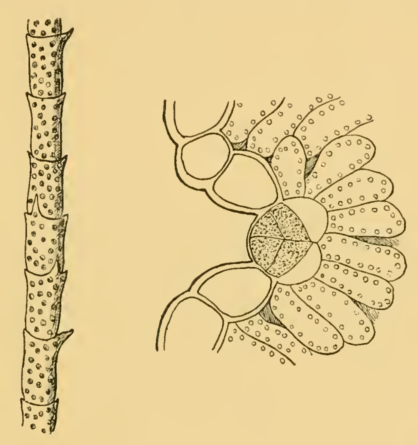


Fig. 125. *Tamarix mannifera,* links Zweigstück mit Salz, rechts Salzdrüse mit angelagerten Palisaden. (Nach Volkens.)

und Magnesium), die am Tage erstarren und den Pflanzenteilen dann eine weiße oder graue Farbe verleihen; nachts zerfließt das Salz, weil es Luftfeuchtigkeit aufnimmt, und dann sind jene Teile grün und mit zahlreichen Wassertropfen bedeckt, selbst wenn kein Tau fällt. Volkens meint, daß die Pflanzen hierbei Wasser aufnehmen. Marloth[2]) sieht dagegen diese Salzschicht jedoch nur als eine die Transpiration vermindernde Decke an und meint sogar, daß die Pflanzen sich dabei von einem Teile des aufgenommenen Salzes befreien (S. 205, Fig. 124, 125). Diese Meinung wird auch von Haberlandt[3]) geteilt.

Die Luftwurzeln einiger Orchidaceen und Bromeliaceen sind dadurch zur Wasseraufnahme eingerichtet, daß sie mit einem Velamen

[1]) Volkens 1887.
[2]) Marloth 1887 a.
[3]) Haberlandt 1903; vergl. auch Joh. Schmidt 1903.

überzogen sind, d. h. mit einer mehrschichtigen Hülle von Zellen derselben Beschaffenheit wie die Wasser aufsaugenden Zellen von *Sphagnum*: die Zellen sind nämlich dünnwandig und mit ring-, schrauben- oder netzförmigen Verdickungsleisten versehen. Wenn die Zellen mit Luft gefüllt sind, ist die Hülle weiß; sind sie mit Wasser erfüllt, so wird das Chlorophyllgewebe der Wurzel mehr oder weniger erkennbar. Tropfbares Wasser wird von diesen Hüllen mit Leichtigkeit aufgesaugt und kann von da zum Leitungsgewebe weitergeführt werden. Auch Wasser in Dampfform soll von ihnen aufgenommen werden können (vergl. Fig. 27, S. 53). Sind die Zellen des Velamen lufterfüllt, so müssen sie die Verdunstung herabsetzen und damit das Austrocknen der Luftwurzeln verhindern.

Anders verhalten sich die Luftwurzeln bei gewissen epiphytischen Farnen und Araceen, die kurz sind, mehr oder weniger senkrecht aufwärts wachsen, Humus und dadurch Wasser zwischeneinander sammeln[1]).

Faserige Hüllen von Wurzeln oder Blattscheidenresten, oder auch beiden, finden sich bei einigen Farnen (*Dicksonia antarctica* u. a. Arten, *Alsophila*-Arten), Velloziaceen, Palmen usw. Ein Teil dieser Pflanzen sind ausgeprägte Xerophyten, und jene Decke dient sicher nicht nur zum Schutze gegen zu starke Verdunstung, sondern gewiß auch besonders zu Wasseransammlung durch Kapillarität und zur Wasserspeicherung[2]). Dasselbe gilt nach Buchenau[3]) für das Palmietschilf, die Juncacee *Prionium serratum* (*P. palmita*), in den periodisch trockenen Flußbetten Südafrikas. Auch die von Hackel[4]) als Tunicagräser bezeichneten Gräser sind hierher zu rechnen; sie halten zwischen ihren ausgefaserten oder schuppigen Blattscheiden Wasser zurück (vergl. Fig. 118, 119, S. 234, 235).

In diese Gruppe von Vorrichtungen zur Wasseraufnahme kann auch der Rhizoiden-Filz vieler Moose gerechnet werden. Viele sandliebende Xerophyten, wohl besonders sandliebende Gräser, wachsen in dichten Rasen oder Polstern; auch diese Wuchsform kommt ihnen sicher als ein Mittel, Wasser anzusammeln und festzuhalten, zu gute. Auch die eigentlichen Polsterpflanzen (S. 182) müssen hier erwähnt werden.

Ferner muß angeführt werden, daß auch andere Organe, z. B. die Blätter, zu dem Aufsaugen von Regen und Tau wie auch zur längeren Speicherung des Wassers eingerichtet werden können. Diese sind dann gewöhnlich mehr oder weniger rinnenförmig; als besonders ausgeprägt können die meisten Bromeliaceen, Pandanaceen, das Zuckerrohr u. a. genannt werden; namentlich die trichterförmigen Blattrosetten der

[1]) Goebel 1891—92; Karsten 1894.
[2]) Warming 1893.
[3]) Buchenau 1893.
[4]) Hackel 1890; vergl. auch Warming 1892, Figuren.

Bromeliaceen sind dazu vorzüglich eingerichtet, Wasser aufzufangen und einzusaugen; eine besonders merkwürdige Form besitzt *Tillandsia bulbosa*, deren schmal rinnenförmige Blätter sehr leicht Wasser aufsaugen und zu den Höhlungen zwischen den aufgeblasenen Blattscheiden leiten[1]) (Fig. 126).

Besondere Blattformen, die für die Aufnahme und das Festhalten von Wasser eingerichtet sind, haben die Lebermoose. Goebel[2]) unterscheidet drei Typen, je nachdem der Unterlappen zusammen mit dem



Fig. 126. Rosette einer *Bromeliacee*; in dem Trichter, den die auseinander weichenden Blätter bilden, sammelt sich Wasser, welches oft eine charakteristische Flora und Fauna beherbergt. (Nach Warming-Moebius.)

Oberlappen, oder für sich allein den Wasserbehälter bildet, oder ob eigentümliche becherförmige „Wassersäcke" (diese bei *Frullania cornigera*, *Physiotium*) ausgebildet sind.

29. Kap. **Wasserbehälter**

Eine sehr wichtige und weit verbreitete Einrichtung, durch die Landpflanzen befähigt sind, Trockenperioden zu überstehen, und zwar sowohl Boden- als Lufttrockenheit, ist die Ausbildung von Organen oder doch Gewebeteilen, die befähigt sind, während der feuchten Zeiten

---

[1]) Schimper 1884, 1888 a.

[2]) Goebel 1898—1901, II, S. 58.

Wasser zu speichern, damit es in den Durstperioden für die Fortsetzung der Assimilation und andere Lebensfunktionen verwandt werden kann. Solche Wasserbehälter finden sich besonders bei Xerophyten. Man kann unterscheiden:

I. Zellinhalt

Es gibt Pflanzen oder auch Pflanzenteile, wie z. B. auch eine Anzahl niederer Pflanzen und Sporen von Kryptogamen, welche durch Trockenheit nur sehr schwer getötet werden können, obgleich man an ihnen keine morphologischen Einrichtungen beobachten kann, die einen so energischen Schutz andeuten. Diese Fähigkeiten des Ertragens extremer Trockenheit hängt deutlich mit der Natur des Standortes zusammen[1]) (vergl. 4. Kap.). In den folgenden Abschnitten mögen die am meisten ins Auge springenden Einrichtungen besprochen werden.

Schleim, der in verschleimten Zellwänden oder im Zellsafte häufig ist, nimmt Wasser auf und gibt es sehr langsam ab; er wird daher bei den Xerophyten in den verschiedensten Organen gebildet: in Haaren, Laubblättern (S. 204), Stengeln, unterirdischen Knollen und Zwiebeln. Es besteht ein Wechselverhältnis zwischen der Bildung von Schleimzellen im Inneren und der Entwicklung des Hautgewebes. Solche Cacteen z. B., die wie *Echinocactus*, ein mächtiges Hypoderm haben, führen keine Schleimzellen. Häufig liegen die Schleimzellen der Cacteen in den Kanten, den Warzen und in ähnlichen hervorragenden Teilen, die dem Eintrocknen besonders ausgesetzt sind[2]). Andere Stoffe können vielleicht ähnlich wirken, namentlich

Säuren (z. B. Apfelsäure bei Crassulaceen)[3]),
Gerbstoff, der bei gewissen Wüstenpflanzen sehr reichlich auftritt[4]).
Salze, bei Halophyten.

Milchsaft (vergl. S. 213). In röhrenförmigen Organen (meist in Gefäßen oder in Zellen) ist eine gewöhnlich weiße „Milch" enthalten, die wahrscheinlich eine ähnliche Rolle spielt wie die eben genannten Stoffe. Wozu sie dient, weiß man noch keineswegs sicher; wahrscheinlich hat sie mehr als eine Aufgabe, und eine dürfte eben die sein, die Pflanzen gegen Austrocknung zu schützen. Dafür spricht, daß solche Milch enthaltenden Organe in den Tropen und besonders in heißen und trockenen Gegenden häufig auftreten, und zwar oft bei Pflanzen, die dünnblättrig sind und anscheinend kein anderes Mittel haben, um das durch Transpiration

[1]) Vergl. Schröder 1886; V. B. Wittrock 1891.
[2]) Lauterbach 1889.
[3]) G. Kraus 1906 a.
[4]) Jönsson 1902; Henslow 1894.

verlorene Wasser zu ersetzen[1]). Wenn man in unterirdischen Zwiebeln (z. B. bei *Crinum pratense*)[2]) Milchsaft findet, so kann dieses gut hiermit übereinstimmen, wenn solche Zwiebeln in einem festen Tonboden wachsen, der in der trockenen Zeit Risse enthält[3]).

2. Wassergewebe

Landpflanzen, besonders solche, die wenigstens zeitweise starker Trockenheit ausgesetzt sind, entwickeln in der verschiedensten Form und an den verschiedensten Orten Wassergewebe. Echte Wassergewebe sind dünnwandig, farblos (führen kein Chlorophyll, sondern Wasser) und haben keine Intercellularräume (ein Luftwechsel geht hier nicht vor sich). Es gibt äußere Wassergewebe (Epidermis und hypodermale Gewebe) oder innere. Die Zellen sind im allgemeinen sehr groß und meist abgerundet. Das Wassergewebe hat die Fähigkeit, zusammenzufallen, wenn ihm Wasser entzogen wird, bei Wiederaufnahme der Flüssigkeit sich aber wieder auszudehnen und dann wieder völlig turgescent zu werden (Fig. 127). Wasser- oder Saftwurzeln vergl. S. 216, Fig. 97 (*Oxalis*).

Äußere Wassergewebe. Hier bildet schon die Epidermis selbst ein Wassergewebe (Wasser- und Schattenpflanzen ausgenommen); es ist als solches zuerst von Pfitzer[4]), später von Vesque[5]), Westermaier[6]) u. a. gedeutet worden. Für die Richtigkeit dieser Anschauung sprechen die Farblosigkeit der Epidermis und der Umstand, daß sie eine zusammenhängende Schicht bildet, die in gewissen Fällen mit dem inneren Wassergewebe verbunden ist (vergl. z. B. Velloziaceen[7]). Besonders ausgebildet ist die Epidermis bei den Gramineen, Cyperaceen, Velloziaceen u. a., die die auf S. 217 erwähnten Gelenkzellen in bestimmten Streifen der Blattoberseite, besonders über dem Mittelnerv, besitzen; es sind dies Zellen, die größer, namentlich viel höher als die anderen Epidermiszellen sind und die entweder beim Schließen und Öffnen der Blätter eine Rolle spielen[8]), oder vielleicht auch als besondere Wasserbehälter dienen[9]).

Schleim in den Epidermiszellen haben nicht wenige Wüstenpflanzen, z. B. in der ägyptischen Wüste *Cassia obovata*, *Malva parvi-*

---

[1]) Warming 1892.
[2]) Nach Lagerheim 1892.
[3]) Über die Milchsafthaare der Cichorioideen vergl. Zander.
[4]) Pfitzer 1872.
[5]) Vesque u. Viet 1881.
[6]) Westermaier 1884.
[7]) Warming 1893, mit Figuren.
[8]) Tschirch 1882 b.
[9]) Duval-Jouve 1875; Volkens 1887.

flora, Peganum harmala, Zizyphus spina Christi u. a.[1]); bei manchen Arten sind alle Epidermiszellen verschleimt, bei anderen nur ein Teil. Die Entstehung des Schleimes ist nicht überall bekannt; häufig gehört er den Innenwänden der Epidermis an (S. 204). Bei vielen Xerophyten quellen diese so bedeutend, daß der Zellraum nicht mehr als etwa halb so groß wie das Volumen der Wand oder nicht einmal so groß erscheint, z. B. bei *Empetrum*, mehreren Ericaceen, *Loiseleuria procumbens*[2]), ägyptischen *Acacia*- und *Reseda*-Arten, gewisse *Rosa*-Arten[3]) u. a. Vergl. Fig. 88, 89, S. 204.

Wasser führende Haare. Haare, die als Wasserbehälter dienen, finden sich z. B. bei mehreren afrikanischen Wüstenpflanzen (*Mesembrianthemum crystallinum, Malcolmia Aegyptiaca, Heliotropium arboreum, Hyoscyamus muticus, Aizoon*, einigen Resedaceen usw.[4]), bei vielen Chenopodiaceen, z. B. bei *Atriplex coriaceum, A. halimus*[5]), *A.* (*Halimus*) *pedunculatum* und *A. portulacoides*[6]), als „Mehlhaare" bei anderen Chenopodiaceen (in dem „Mehl" genannten Überzuge) und vielleicht auch bei *Tetragonia expansa*[7]), *Rochea falcata*[8]) u. a. Sie sind in ihren typischen Formen große, wasserhelle Blasen, die sich über die Epidermis erheben, und die im Sonnenlichte funkeln. Indem ihr Inhalt allmählich verbraucht wird, trocknen sie ein; bei mehreren Chenopodiaceen, z. B. bei *Atriplex* (*Halimus*) *portulacoides* und bei *Oxalis carnosa*[9]) bilden die eingeschrumpften Haare eine luftführende Decke über der Blattspreite. Ob alle genannten Haare in gleichem Grade als Wasserhaare dienen, muß näher untersucht werden (Fig. 130).

Eine höchst merkwürdige Haarform kommt nach Haberlandt[10]) auf den Wurzeln eines epiphytischen javanischen Farnes, *Drymoglossum nummularifolium*, vor. Die Haare schrumpfen in der trockenen Zeit ein; das Protoplasma zieht sich auf den Grund des Haares zurück und grenzt sich von dem trockenen Teile durch eine Wand ab; wenn Regen eintritt, wachsen die Haare in wenigen Stunden aus und sind wieder mit Wasser erfüllt.

Mächtige peripherische Wassergewebe können entweder durch tangentiale Teilung der Epidermiszellen oder durch Bildung von

[1]) Pfitzer 1870, 1872; Volkens 1887.
[2]) Gruber 1882; Henning E. Petersen 1908.
[3]) Vesque 1882 a, b, 1889—1892.
[4]) Volkens 1887; Henslow 1894; Schinz 1893.
[5]) Volkens 1887.
[6]) Warming 1881, 1906, mit Figuren.
[7]) W. Benecke 1901.
[8]) F. Areschoug 1878.
[9]) Meigen 1894.
[10]) Haberlandt 1893.

hypodermalem Gewebe entstehen. Sie liegen vorzugsweise auf der Oberseite der Blätter, und wenn sie sich auch auf der Unterseite finden, sind sie hier meist weniger mächtig. Sie hindern kaum das Licht, wohl aber die Wärmestrahlen am Hindurchtritt, schwächen also dadurch die Verdunstung und sind zugleich Wasserspeicher.

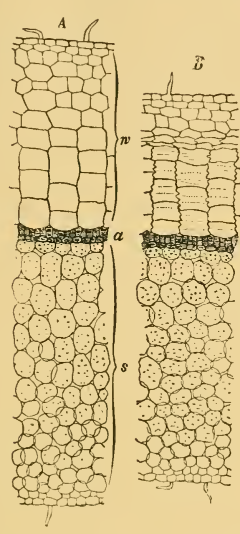


Fig. 127. Querschnitt durch ein Blatt von *Peperomia*. *A* von einem frischen Blatte, *B* von einem abgeschnittenen Blatt, welches 4 Tage bei 18—20 ° C. transpiriert hatte; das Wassergewebe ist geschrumpft. *w* Wassergewebe, *a* Assimilationsgewebe, *s* Schwammparenchym. (Nach Haberlandt.)

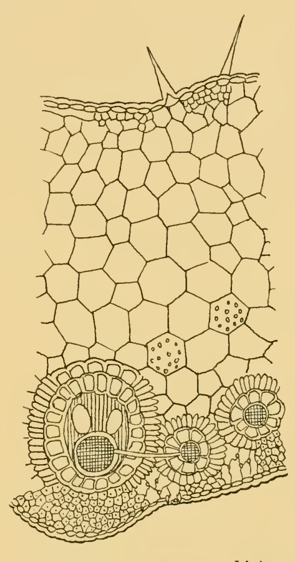


Fig. 128. *Andropogon hirtus*. Stück eines Blattquerschnittes (140:1); stark entwickeltes Wasserspeichergewebe. (Nach Volkens.)

Eine mehrschichtige Epidermis ist bei Xerophyten häufig, namentlich bei Felsen bewohnenden und bei epiphytischen Arten; es können mächtige Gewebe entstehen, deren Dicke die des Chlorophyllgewebes übertrifft, z. B. bei Arten von *Peperomia* (Fig. 127), *Begonia*, *Ficus*, Gesneriaceen[1]).

Hypodermales Wassergewebe kommt bei anderen Xerophyten vor. In einigen Fällen bildet es nur eine Zellschicht, z. B. bei gewissen

[1]) Vesque 1882 a, b, 1889—92; Pfitzer 1870, 1872.

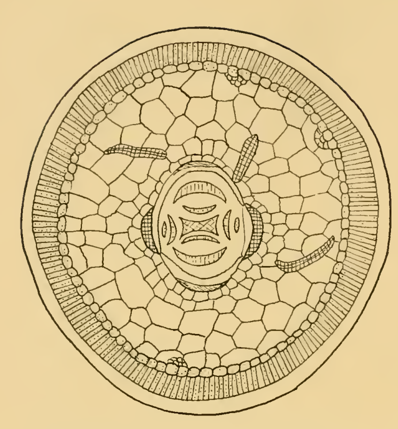


Fig. 129. *Haloxylon Schweinfurthii.* Querschnitt durch einen jungen Stengel (30 : 1), Wasserspeichergewebe. (Nach Volkens.)

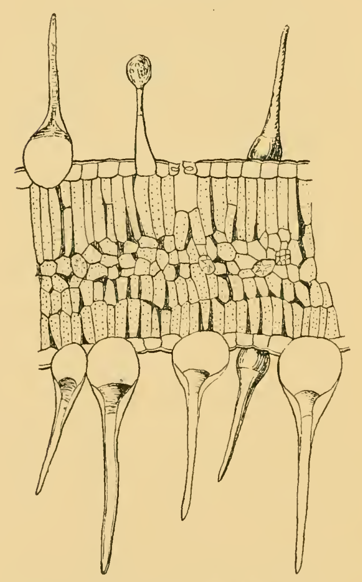


Fig. 130. *Heliotropium Arbainense.* Blattquerschnitt (140 : 1), mit Wasserspeichergewebe. (Nach Volkens.)

Genisteen[1]), Velloziaceen[2]), Orchidaceen[3]) usw.; oder es sind 2 bis 3 Schichten (z. B. bei *Nerium*, *Aegiceras*, Fig. 124), bei anderen ist es sehr mächtig, wie bei Commelinaceen, Scitamineen, Bromeliaceen und Rhizophoraceen[4]). Vergl. Fig. 128. Ein kollenchymatisches hypodermales Wassergewebe findet sich z. B. bei mehreren Cacteen; enge, vom Chlorophyllgewebe zu den Spaltöffnungen führende Intercellularräume durchsetzen es.

Schleimiger Kork mag auch hier erwähnt werden als ein merkwürdiges Korkgewebe, wie es Jönsson[5]) bei einer Anzahl asiatischer Wüstenpflanzen beobachtete (vergl. S. 205).

Tiefer liegende Wassergewebe. Auf verschiedenerlei andere Art kann bei den Xerophyten Wassergewebe auftreten. Folgende Fälle seien hervorgehoben:

a) Wassergewebe, das in der Form von Längsbändern durch die ganze Dicke des Blattes, von der Epidermis der Oberseite bis zu der der Unterseite reicht, findet sich z. B. bei einigen Wüstengräsern[6]), bei *Phormium tenax*, gewissen Velloziaceen[7]).

---

[1]) Schube 1885.

[2]) Warming 1893.

[3]) Krüger 1883.

[4]) Warming 1883; O. G. Petersen 1893; Areschoug 1902.

[5]) Jönsson 1902; vergl. auch Haberlandt 1904, S. 363.

[6]) Volkens 1887.

[7]) Warming 1893, mit viel. Figuren.

Streifen von Chlorophyllgewebe, worin die Nerven liegen, wechseln mit den Wassergewebestreifen ab. Ähnliche Längsbänder verbinden bei Velloziaceen namentlich die Epidermis der Oberseite mit den Wasser führenden Gefäßbündelscheiden[1]).

b) Centrales Wassergewebe, das in der Mitte des Blattes liegt und ganz von einer dünnen Schicht Chlorophyllgewebe umgeben wird, tritt bei sehr vielen Xerophyten auf, die zugleich Saftpflanzen sind, außerdem bei vielen Halophyten. Es kommt vor bei *Aloë, Agave, Bulbine, Mesembrianthemum, Salsola*[2]), *Atriplex, Halogeton, Zygophyllum* usw. In blattlosen Stämmen kann Wassergewebe wie in Blättern enthalten sein; Beispiele *Salicornia* und *Haloxylon*[3]). Vergl. die Fig. 129 bis 132.

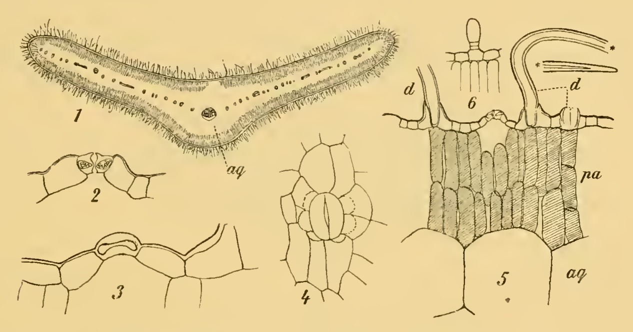


Fig. 131. *Tournefortia gnaphalodes* (westindischer Strandstrauch). Die Blätter sind isolateral mit gleichartiger Epidermis und etwa zwei Schichten Palisadenzellen auf jeder Seite (*5*). Die Mittelschicht ist ein echtes Wassergewebe ohne Interzellularräume. Die Spaltöffnungen sind von dem Haarkleide gedeckt und sind in Harmonie hiermit über das Niveau der Epidermis erhoben (*2*, *3*). (Gez. v. Warming, 1897.)

Wasser- und Chlorophyllgewebe können entweder scharf gegeneinander abgegrenzt sein (Fig. 128, 129, 131) oder ineinander allmählich übergehen, indem die Zellen nach dem Innern des Blattes zu weniger Chlorophyll führen (viele Crassulaceen, Cacteen u. a.). Wasserspeichernde Idioblasten finden sich im grünen Gewebe verschiedener Wüsten- und Salzpflanzen[4]).

Das Wassergewebe kann unter Umständen während des Lebens der Pflanze in die Dicke wachsen[5]).

---

[1]) Warming 1893, mit vielen Figuren.

[2]) Areschoug 1878, Figur.

[3]) Volkens 1887; Warming 1897 b.

[4]) Volkens 1887.

[5]) Haberlandt 1904.

Saftpflanzen (**Succulenten**, auch „Fettpflanzen“ genannt). Pflanzen mit Wassergewebe und reichlich Schleim führendem Parenchym sind dick und „fleischig“, werden Saftpflanzen genannt und sind meist Xerophyten, die ein besonders ausgeprägtes Wassergewebe haben. Sie sind gewöhnlich plump gestaltet, meist ausdauernd, oft vieljährig und gleichen den Kräutern dahin, daß sie grüne Stämme haben, die in der Regel eine geringe Korkbildung und oft eine schwache Verholzung aufweisen. Viele der hierher gehörigen Pflanzen haben wie die Bäume eine sehr lange Lebensdauer. Ihr Zellsaft ist reich an Schleim, oft ist ihre Epidermis stark cuticularisiert und die Spaltöffnungen sind eingesenkt. Die Succulenten können viel Wasser aufspeichern, geben es aber äußerst langsam ab (trocknen daher sehr schwierig). Abgetrennte Stücke können oft Monate, ja Jahre (manche *Opuntia*-Arten) lang frisch bleiben, Wurzel schlagen usw., ohne daß ihnen ein Tropfen Wasser oder auch nur feuchte Luft zur Verfügung stände. Die heißesten und trockensten Gegenden sind zumeist ihre Heimat[1]).

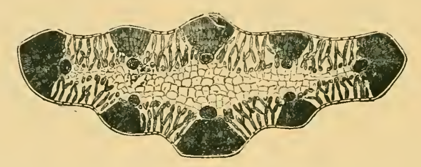


Fig. 132. Querschnitt durch ein Blatt von *Asphodelus luteus*. *p* Palisadenzellen, *s* Schwammparenchym, *o* die morphologische Oberseite, *u* die Unterseite. (Nach Frank.)

Man kann zweierlei Succulenten unterscheiden: Stammsaftpflanzen und Blattsaftpflanzen[2]).

Blattsaftpflanzen. Viele Pflanzen zeigen eine Neigung, fleischige Blätter zu bilden, sobald sie an dürren, besonders sandigen Standorten wachsen, während sie an anderen dünnblättrig sind (Fig. 23, 24). Andere Arten haben dagegen eine erblich fixierte Fleischigkeit der Blätter und bekommen auch dann keine dünnen Blätter, wenn sie an feuchtere Standorte gebracht werden. Bei den Blattsaftpflanzen sind die Stengel meist kurzgliedrig, dadurch werden die Blätter sehr oft rosettenständig, haben aber sonst die gewöhnlichen Formen. Die Blätter sind dick, plump, meist ungestielt, in der Regel lang und schmal, bei vielen zylindrisch (die Oberfläche von Prismen und Zylindern ist nächst der von Kugeln die kleinste, die es bei gleichem Volumen geben kann, S. 224); sie laufen oft am Rande und an der Spitze in Dornen aus, sind aber im übrigen

[1]) In bezug auf ihre Anpassungen vergl. Burgerstein 1904, S. 44, 205.

[2]) Goebel 1889—93.

gewöhnlich ungeteilt und ganzrandig (vergl. übrigens Fig. 23, 24, 106). Solche Blattrosetten haben z. B. *Agave*, *Aloë*, *Sempervivum*, *Echeveria*, mehrere *Mesembrianthemum*-Arten, epiphytische Orchidaceen u. a.; gestreckte Internodien haben mehrere Arten von *Sedum*, *Bryophyllum*, *Portulaca*, *Senecio* (*Kleinia*) u. a.[1]).

Stammsaftpflanzen (vergl. auch S. 185 und S. 230). Einen Übergang von den Blattsaftpflanzen zu dieser Gruppe bilden solche Blattsaftpflanzen, welche einen dicken und fleischigen Stengel haben, z. B. verschiedene Crassulaceen, *Peireskia*.



Fig. 133. *Euphorbia Reinwardtii*, Kandelabereuphorbie. (Nach Schmeil.)

Bei den Stammsaftpflanzen ist der Stamm fleischig und saftig. Bei den ausgeprägten von ihnen sind die Blätter unterdrückt oder zu Schuppen oder Dornen umgebildet; der Stamm hat dann die Funktion der Blätter als Assimilationsorgan übernommen, und die transpirierenden Flächen der Pflanze sind dadurch sehr verringert worden.

Die ausgeprägtesten Saftpflanzen sind Cactaceae (Amerika, Fig. 115), *Stapelia* (Südafrika), *Euphorbia*-Arten (meist afrikanisch, Fig. 133). Hieran schließen sich *Sarcocaulon* (Geraniacee; Südafrika), einige Arten von *Cotyledon* und der Kompositengattung *Kleinia*. In den verschiedenen Gattungen kommen eine Reihe Körperformen vor, deren Zweckmäßigkeit

[1]) Vergl. besonders Marloth 1908, S. 221, 311.

Goebel, Noll u. a.[1]) nachgewiesen haben: es treten häufig solche Formen auf, die mit einem gewissen Volumen eine sehr kleine Oberfläche verbinden, nämlich Kugeln, Prismen, Zylinder. Ein Schritt zu der Vergrößerung der Oberfläche findet sich in der Form von Leisten, Kämmen, Warzen usw. bei *Mammillaria, Echinopsis* u. a.[2]). Die Leisten und Kämme sind meist senkrecht gestellt, so daß sie von der Sonne nicht so stark erhitzt werden können.

Einige Cacteen sind äußerst wasserreich, z. B. *Echinocactus Emoryi* der Sonora-Wüste.

Sowohl Stamm- als auch Blattsaftpflanzen sind unter den Halophyten vertreten.

Die Succulenten weichen von anderen Chlorophyll führenden Pflanzen in der Atmung und der Assimilation ab. Die verschiedenen Bauverhältnisse, die der Verdunstung entgegenwirken, verursachen zugleich eine Hemmung der Kohlensäure-Assimilation; bei der Atmung wird nachts nur wenig Kohlensäure, wohl aber werden viel Apfelsäure und andere organische Säuren gebildet, und diese werden am folgenden Tage zu Kohlehydraten verarbeitet[3]).

Der Ursprung der Succulenten soll nach Vesque[4]) folgendem zuzuschreiben sein:

1. der Erwärmung des Bodens, die die osmotische Kraft der Wurzeln vergrößert; die Saftpflanzen können sehr hohe Wärmegrade ohne Schaden ertragen und wachsen besonders auf warmen Felsen;
2. dem Umstande, daß die Nahrung abwechselnd in starken und in schwachen Lösungen zugeführt wird.

Zwischen den Saftpflanzen und den S. 221 ff. genannten wasserarmen lederblättrigen Xerophyten gibt es, außer den Unterschieden in der Dicke usw., gewöhnlich physiognomische Verschiedenheiten. Jene sind nämlich in der Regel frischer grün (weil kahl), diese hingegen weiß- oder graufilzig. Es gibt jedoch einzelne behaarte Saftpflanzen, z. B. *Sedum villosum.* Infolge von Wachsbildung blaugrüne Arten kommen in beiden Gruppen der Xerophyten vor.

Zu den oberirdischen Knollen gehören auch die knollenförmigen oder doch angeschwollenen Stämme bei gewissen südamerikanischen Bäumen, welche besonders in der Catingavegetation vorkommen (Fig. 81), z. B. bei *Chorisia crispiflora* (Bombacacee), *Jaracatia dodecaphylla* (Caricacee), *Jatropha podagrica* (Euphorbiacee), *Adansonia* und *Adenium* in Afrika u. a. — (Hier sei erwähnt, daß die von Rob. Hartig ausgesprochene

---

[1]) Goebel 1889—93; Noll 1893.

[2]) Über die Morphologie der Cacteen vergl. Vöchting 1874, 1894; Goebel 1892; Schumann 1899 a, b.

[3]) Aubert 1892; Jost 1903 (Vorles. 15).

[4]) Vesque 1883.

Meinung, das wasserreiche Holz diene bei gewissen Splintbäumen mit flach streichenden Wurzeln, z. B. bei der Birke, als Wasserspeicher, sehr wahrscheinlich zutreffend ist.)

Hier können auch die Luftknollen (Pseudobulbi), die meist bei epiphytischen Orchidaceen vorkommen, genannt werden; sie sind knollenförmige, grüne Stengel, ein- oder mehrgliedrig und tragen ein oder mehrere Laubblätter; noch lange Zeit nach dem Abfallen der Blätter dienen sie als Wasserspeicher; oft enthalten sie einen schleimigen Saft (Fig. 78, S. 186).

3. Die Zwiebel- und die Knollenpflanzen

Diese Lebensformen sind schon S. 172 erwähnt, müssen aber hier ihrer Anpassungen wegen nochmals behandelt werden. Sie sind auf verschiedene Weise angepaßt, lange trockene Zeiten auszuhalten. In vielen Fällen sind es nicht nur plastische Vorratsnahrungsstoffe, wie Stärke usw., sondern auch besonders Schleimzellen oder Schleimgewebe, die zu ihrer Fleischigkeit beitragen und teils Baustoffe für die neuen Sprosse[1]) sind, teils durch die Wasserspeicherung gegen Eintrocknen schützen. Die Zwiebel- und die Knollenpflanzen wachsen daher besonders in trockenen Gegenden, z. B. in Südafrika und auf den Steppen Asiens (*Liliaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae* u. a.). *Poa bulbosa* ist nach Aitchison[2]) „das gemeinste Gras auf den großen Ebenen von Beludchistan" und wird sicher durch die dicken Blattscheiden, die eine Art Zwiebel bilden, in stand gesetzt, dort zu leben (Henslow). Marloth[3]) gibt für die südafrikanischen Zwiebelpflanzen an, daß sie gegen den gewaltigen Druck, den der austrocknende Boden auf sie ausübt, gut ausgerüstet sind, indem sie (z. B. die kapensischen *Oxalis*-Arten) entweder durch eine harte Schale geschützt werden, oder durch zahlreiche, übereinander sitzende, weiche, feinfaserige Schichten, deren Baststränge außen als steife Borsten zurückbleiben. Einige Knollen sind Stamm-, andere Wurzelknollen. Es gibt in Südafrika viele merkwürdige, teilweise oberirdische Knollen (sicher Stammknollen), die in blattlosem Zustande von den Steinen, zwischen denen sie wachsen, schwierig zu unterscheiden sind; ein Beispiel ist *Dioscorea* (*Testudinaria*) *elephantipes*, die durch riesige Korkbildungen gegen Austrocknen geschützt wird (vergl. Fig. 134).

Viele Knollen entstehen sicher durch die vereinigte Beteiligung von Stengeln und Wurzeln und bilden eine Art Übergang zu denen,

---

[1]) Derartige Knollen kommen auch bei Wasserpflanzen vor, z. B. bei *Sagittaria sagittifolia*.

[2]) Aitchison 1887.

[3]) Marloth 1887; vergl. auch Hildebrand 1884.

die nur Wurzeln sind; so die verholzten Knollen (Xylopodium)[1] bei vielen Kräutern und kleinen Sträuchern der südamerikanischen Savannen (vergl. auch S. 78, 169)[2]).

Wurzelknollen. Bei *Crocus* und anderen Iridaceen beobachtet man bisweilen helle, spindelförmige, von den Knollen ausgehende Saftwurzeln[3]); solche findet man auch an den Zwiebeln gewisser *Oxalis*-Arten[4]) Fig. 97, S. 216 und unter den Cacteen z. B. bei *Cereus tuberosus*, jedenfalls bei Pflanzen, deren Sprosse nicht viel Wasser halten können und deren Wurzeln daher knollenförmige, oft von einer Korkhülle umgebene Saftwurzeln sind.

Verschiedene südafrikanische Xerophyten haben auf langen Wurzeln viele spindel- oder kugelförmige Knollen sitzen, die durch Kork geschützte Wasserbehälter sind; *Elephantorrhiza* hat dicht unter der Erdoberfläche einen solchen Wasserbehälter, der bis 10 kg wiegen kann, während der Stengel kaum fußhoch ist; eine *Bauhinia*-Art bildet Knollen von 50 kg Gewicht[5]). In Ägypten gibt es *Erodium*-Arten mit Wurzelknollen, die nach Volkens[6]) als Wasserbehälter dienen. *Spondias venulosa* hat riesige unterirdische Knollen. *Sedum maximum* hat bei uns dickfleischige Wurzeln.

Über solche wasserspeichernde Wurzeln vergleiche auch Marloth[7]). Die bei vielen südafrikanischen Wüstenpflanzen vorkommenden mächtigen Wurzeln nützen besonders oder ausschließlich durch ihren Inhalt an Wasser; es können zwei oder noch mehr Jahre ohne Regen verstreichen, ohne daß die betreffenden Pflanzen durch Eintrocknen absterben.

Die Größe der Wasserbehälter ist nach ihrer Rolle in dem Leben der Arten sehr verschieden; bei einigen müssen sie ohne Unterbrechung monate- oder jahrelang funktionieren, bei anderen nur wenige Stunden des Tages (z. B. bei den Bäumen der tropischen Regenwälder); einige geben ihr Wasser schnell ab, andere äußerst langsam. Damit müssen naturgemäß die Bauverhältnisse im Einklange stehen.

An einigen Pflanzen hat man Zwergwurzeln gefunden, die von manchen Schriftstellern (ob mit Recht?) als Wasserspeicher gedeutet werden, so z. B. bei *Aesculus* und Verwandten[8]), bei einigen australischen Koniferen[9]), bei *Sedum*[10]) usw.).

---

[1]) Lindman 1900.
[2]) Warming 1892, Figur.
[3]) Raunkiär 1895 (1905, 1907; Figuren).
[4]) Hildebrand 1884.
[5]) Schinz 1893.
[6]) Volkens 1887.
[7]) Marloth 1908, S. 314.
[8]) J. Klein 1880.
[9]) Berggren 1887.
[10]) Warming 1891; 1907—1909 (dort Figuren).

Vereinigungen xerophiler Eigenschaften, z. B. morphologischer und anatomischer, kommen sicher überall vor; einige Eigenschaften setzen geradezu das Vorhandensein anderer voraus, um zustande kommen zu können.



Fig. 134. *Dioscorea* (*Testudinaria*) *elephantipes*. (Nach Pax.)

Ferner seien Korrelationen erwähnt. Die eine Eigenschaft führt bisweilen die andere mit sich. Mit Sukkulenz treten oft zugleich Nebenzellen der Spaltöffnungen auf, die diese schützen, wenn der Pflanzenteil durch Austrocknen einschrumpft[1]).

[1]) W. Benecke 1892.

Isolierte Wasserzellen; Nervenenden. Die vorhin besprochenen Sukkulenten haben zusammenhängende Wassergewebe, was das Zweckmäßigste zu sein scheint; die Milchsaft führenden Pflanzen (s. S. 213) haben lange, röhrenförmige, verzweigte Behälter. Es gibt jedoch noch andere Wasserbehälter. Zunächst sei erwähnt, daß gewisse Pflanzen Zellen haben, die, einzeln oder in Gruppen in das allgemeine Chlorophyllgewebe eingestreut, größer als die anderen Zellen dieses Gewebes, dünnwandig und hell sind; Beispiele sind *Nitraria retusa* (Fig. 135), *Salsola longifolia*, *Halogeton*, *Zygophyllum* u. a. in der arabischen Wüste[1]), *Barbacenia* auf den Bergen Brasiliens[2]), dann auch einige parasitische Loranthaceen[3]).

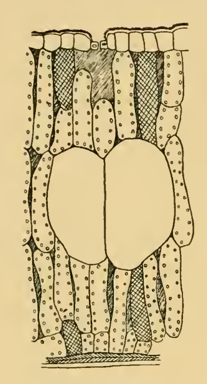


Fig. 135.
Isolierte Wasserspeichelzellen von *Nitraria retusa*. Von Palisadenzellen umgeben. Die schraffierten Stellen sind mit Gerbstoff erfüllt. (Nach Volkens.)

Es ist für einige Arten nachgewiesen, daß, wenn man einen Schnitt durch das Blatt eintrocknen läßt, jene Zellen zusammenfallen; setzt man dann Wasser zu, so quellen sie sogleich.

Tracheïden[4]). Meist verholzte Idioblasten mit gefäßartigen (schrauben-, seltener netzförmigen) Verdickungen kommen bei vielen anderen Arten auf ähnliche Weise eingestreut vor; sie gleichen den Wasserzellen bei den Velamina der Luftwurzeln (S. 52) und bei *Sphagnum*, sind kurz, ziemlich dickwandig, porös, aber nicht durchlöchert und füllen sich mit Luft, wenn das Wasser ausgetreten ist. Sie kommen in zweifacher Form vor: entweder an den Nervenenden, oder ohne Verbindung mit den Nerven. Dieses ist der Fall in den Blättern vieler tropischen Orchidaceen[5]), bei *Crinum*-Arten[6]), *Nepenthes*[7]), *Sanseviera*, *Capparis* und *Reaumuria*[8]), *Salicornia*[9]), *Centaurea*[10]). An den Nervenenden finden sie sich bei anderen Xerophyten (und Halophyten); sie liegen hier, besonders bei Wüstenpflanzen, als riesige, unregel-

---

[1]) Volkens 1887.
[2]) Warming 1893.
[3]) Marktanner-Turneretscher 1885.
[4]) „Reservoirs vasiformes“ bei Vesque 1882, 1886; „Spiralzellen und Speichertracheïden“ bei Heinricher 1885.
[5]) Trécul 1855; Krüger 1883.
[6]) Trécul 1855; Lagerheim 1892.
[7]) Kny und Zimmermann 1885.
[8]) Vesque 1882 a, b.
[9]) Duval-Jouve 1868.
[10]) Heinricher 1885.

mäßige Gefäßzellen mit spaltenförmigen oder länglichen Poren über den feinen, blind endigenden Nervenenden in den Laubblättern und sind oft schwierig von den zu den Gefäßbündeln gehörigen Gefäßzellen zu unterscheiden, z. B. bei *Capparis*-Arten, Caryophyllaceen[1]. Die Rolle, die die Gefäße in den Gefäßbündeln spielen, indem sie sich mit Wasser füllen und es wieder abgeben, ohne zusammenzufallen, scheinen auch diese Wasserzellen zu haben.

Parenchymscheiden um Gefäßbündel dienen z. B. einigen ägyptischen Wüstenpflanzen[2] und bei Restionaceen[3] als Wassergewebe.

Umlagerung von Wasser. Meschajeff[4] scheint der erste gewesen zu sein, der darauf aufmerksam machte, daß bei sukkulenten oder halbsukkulenten Pflanzen in den Zeiten starker und langandauernder Trockenheit das in den älteren Blättern gespeicherte Wasser aus diesen heraus in die jüngeren zu deren Erhaltung, und zwar Turgeszenterhaltung, geleitet wird. Die jungen Blätter bleiben lebend und wachsen womöglich weiter, während die älteren verschrumpfen und absterben. Besonders gut läßt sich dieser Vorgang bei Sukkulenten beobachten, die lange Zeit trocken transportiert sind (vergl. auch *Tradescantia Fluminensis* u. a.).

Schließlich mag daran erinnert werden, daß die S. 233 besprochenen Tunikabildungen usw. auch dazu dienen können, Wasserbehälter zu sein.

30. Kap. **Andere anatomische und morphologische Eigentümlichkeiten der Landpflanzen**

Bei einem Teile der Bauverhältnisse der Landpflanzen kann niemand an dem Zusammenhange mit der trockenen Umgebung zweifeln, während ihr Nutzen für das Leben der Pflanzen teilweise noch sehr ungewiß ist. Schon früher wurden einige Verhältnisse erwähnt, die vermutlich durch starke Transpiration (starkes Licht, trockene Luft) hervorgerufen werden, so der anatomische Bau des Sonnenblattes (S. 26), namentlich die größere Höhe und die zahlreicheren Schichten des Palisadengewebes in den Sonnenblättern im Vergleiche zu den Schattenblättern, in trockener Luft im Gegensatze zu feuchter Luft[5], die größere Höhe und die engeren Intercellularräume des Schwammparenchyms, die

---

[1]) Vergl. Vesque 1882 a, b; Heinricher 1885; Kohl 1886; Volkens 1888; Schimper 1898; Haberlandt 1904.

[2]) Volkens 1887.

[3]) Gilg 1891.

[4]) Meschajeff 1883; vergl. Burgerstein 1904, S. 228.

[5]) Lothelier 1893 u. a.

weniger buchtigen Wände der Epidermiszellen und anderes, dessen sicher bedeutenden Nutzen für das Pflanzenleben man noch nicht klar einsieht. Andere Verhältnisse müssen vielleicht als direkt durch die klimatischen Verhältnisse (Stärke der Transpiration) hervorgerufen aufgefaßt werden, ohne daß sie eine besondere Rolle als Schutzmittel oder ähnliches spielen. Hierher gehört unter anderem die bei Landpflanzen so häufige Verholzung, welche bei Wasserpflanzen äußerst gering ist.

Verholzung ist in erster Linie für die Pflanzen von Nutzen, weil sie deren mechanische Festigkeit erhöht. Bei vielen Pflanzen, auch bei Bäumen, steht sie aber auch in inniger Beziehung zur Wasserspeicherung.

Es ist wichtig, zu bemerken, daß die Verholzung in direkter Beziehung zur Umgebung steht; je trockener der Standort ist, desto stärker ist (mit Ausnahme der Sukkulenten) die Holzbildung. Familien wie die Umbelliferen, Caryophyllaceen, Geraniaceen, Linaceen, Labiaten, Rubiaceen, Dipsacaceen u. a. sind in den gemäßigten Klimaten vorwiegend durch Krautgewächse vertreten, in den wärmeren gemäßigten Gebieten, im Mittelmeergebiete und in den Tropen dagegen sind sie sehr viel reicher an Gehölzen.

Die Verholzung ist besonders bei solchen Xerophyten stark ausgebildet, die im Gegensatz zu den Sukkulenten nur wenig Wasser zu speichern vermögen; sie sind äußerst hart und starr.

Das Holz der saftarmen Xerophyten ist dicht und hart, oft zugleich spröde und leicht zerbrechlich. Es ist dem Sommerholze ähnlich, indem die Gefäße und die Zellräume eng sind, und der Grund der Ähnlichkeit ist vermutlich, daß die Entwicklungsbedingungen dieselben sind; die geringe Weite steht in Korrelation mit der schwachen Transpiration, die durch die starke Unterdrückung der Blätter und die ungünstigen Wachstumsverhältnisse hervorgerufen wird[1]).

Nach Cannon[2]) sind die Zweige bewässerter Pflanzen in der Wüste von Tucson ärmer an Leitungsgewebe, als Zweige von demselben Durchmesser von nicht bewässerten Pflanzen. Die Erklärung dafür muß in der Verschiedenheit der Länge und des Charakters der Vegetationszeit der beiden Pflanzen gesucht werden. Welchen Nutzen die Wüstenpflanzen aus der Struktur des Holzes ziehen, ist nicht klar; groß scheint er nicht zu sein, da man kaum annehmen darf, daß die Zellwände als Wasserbehälter dienen können. Jedoch sei daran erinnert, daß verholzte Teile extreme Temperaturen besser aushalten, als wasserreiche und dünnwandige, und daß Bäume starke Feuchtigkeitsschwankungen besser aushalten als Kräuter.

---

[1]) Besondere Eigentümlichkeiten der Wüstenpflanzen erwähnt Henslow 1894.

[2]) Cannon 1905.

Das mechanische Gewebe wird als Baststränge entwickelt, die unter und über den Nerven in den Blättern, unter oder in der Epidermis, an den Blatträndern verlaufen und desto mächtiger sind, je trockener der Standort ist. Teile des Grundgewebes werden bisweilen in den Stengeln, z. B. bei den Restionaceen[1]), als mechanisches Gewebe entwickelt. Steinzellen und Stützzellen werden oft ausgebildet, mehr oder weniger als Idioblasten, in den Chlorophyllgeweben und unter verschiedenen Formen, wonach Vesque[2]) die Arten „proteoide", „oleoide" usw. nennt, z. B. in den Blättern von Proteaceen[3]), bei *Rhizophora*[4]), Restionaceen, *Olea Europaea* (lange, wagerecht und senkrecht verlaufende Sklerenchymzellen), *Thea* u. v. a. In mehreren Fällen ist ein Nutzen dieser verdickten und verholzten Zellen, sowie der starken Epidermis bei den Hartlaubgewächsen, augenfällig, nämlich der, daß sie das Zusammenschrumpfen, das Zusammenfallen oder das Verschieben des für das Leben wichtigen Chlorophyllgewebes verhindern, wenn die Pflanzenteile durch Austrocknen einschrumpfen.

Dornbildungen sind eine andere Form, worin sich die Tendenz der Xerophyten zur Verholzung zeigt. Es ist von alters her bekannt, daß Wüstenpflanzen u. ähnl. oft sehr dornig sind, steife und dornige oder stechende Blätter, dornige Stengel usw. haben. Solche Pflanzen sind äußerst bezeichnend z. B. für den Scrub Australiens, die Felsensteppen und die Hochebenen Asiens (Theophrasts Phrygana-Vegetation), die Kalahari, Ägypten usw. — Die Dornen können morphologisch bekanntlich von sehr verschiedener Bildung sein (ganze Blätter und Blatteile, Haare und Stacheln, verholzende Sprosse, sowohl vegetative Sprosse als auch Blütenstiele); man hat zum Teil hiernach verschiedene Lebensformen aufgestellt (Grisebach die der „Dornsträucher", Reiter die „Distelform").

Dornen werden nach Lotheliers und Cockaynes[5]) Versuchen durch Trockenheit der Luft hervorgerufen; in feuchter Luft wird dieselbe Art dornenlos, die in trockener Luft an Dornen reich ist, z. B. *Berberis* und *Crataegus*. Daß dornige Pflanzen in der Kultur (auf besserem Boden usw.) oft die Dornen verlieren, ist eine alte Erfahrung[6]).

Fast von allen, die sich mit den Dornbildungen befaßt haben, ist die Meinung ausgesprochen worden, daß, da die Dornen für die Assimilation direkt keine Rolle spielen und doch kaum als ganz unnütze

---

[1]) Gilg 1891.
[2]) Vesque 1882.
[3]) Jönsson 1880.
[4]) Warming 1883.
[5]) Lothelier 1890; Cockayne 1905 b.
[6]) Vergl. Henslow 1894, S. 223; Vesque und Viet 1881 u. a.

Organe angesehen werden können, sie vermutlich zum Schutze der Pflanzen gegen Tiere dienen[1]). Wallace[2]) weist darauf hin, daß dornige Sträucher besonders in den Gegenden von Afrika, Arabien und Centralasien vorkommen, die an großen Pflanzenfressern sehr reich sind. Es erscheint ganz gewiß, daß sie in vielen Fällen auf diese Weise Nutzen bringen, z. B. die langen Dornen von *Acacia horrida*, *A. giraffae* u. a. Arten in den trockenen Gegenden Südafrikas gegen die zahlreichen, umherstreifenden Huftierherden; Marloth[3]) macht sogar darauf aufmerksam, daß gewisse Arten sich in besonderer Weise dadurch angepaßt haben, daß die längsten und die kräftigsten Dornen auf den jüngsten Exemplaren oder den Wurzelsprossen vorkommen, die von den Tieren am leichtesten erreicht werden können, während die späteren Zweige auf hohen Bäumen ganz dornenlos sind. Übrigens beobachtet man Ähnliches auch bei *Ilex aquifolium*, deren obere Blätter gewöhnlich dornenlos bleiben, wenn die Pflanze ein hoher Baum geworden ist[4]).

Es ist auch klar, daß dornige Pflanzen wegen ihrer Unangreifbarkeit dornenlose besiegen und größere Ausbreitung erlangen können; aber aus allem diesem darf man doch nicht schließen, weder daß die Dornen stets direkte Anpassung an Tiere seien, noch daß sie durch natürliche Selektion in einem an Pflanzenfressern reichen Lande aufgetreten seien. Gegen welche Tiere sollen sich z. B. die Cacteen und die Agaven Mexikos und Westindiens jetzt zu wehren haben? Und sollte sich die Erblichkeit dieser nutzlosen Teile durch die unendlichen Zeiträume erhalten haben, seit die Huftiere hier in größerer Menge vorkamen? Kerner[5]) nimmt an, das mediterrane Gebiet sei an dornigen Pflanzen deshalb so reich, weil es auch an Tieren reich ist, und die Hochgebirge wiesen im Einklange mit ihrer größeren Armut an Tieren keine Dorngewächse auf. Aber die arktischen Länder z. B. werden von vielen Pflanzenfressern, darunter von so großen Formen wie Renntier und Moschusochse, überdies in großen Herden durchzogen, und gleichwohl finden sich hier keine Dornen, offenbar weil die Feuchtigkeitsverhältnisse, hier wie in den Hochgebirgen, die Dornbildung nicht begünstigen[6]).

Daß andere Dornbildungen bestimmt nachweisbaren Nutzen bringen, ist hingegen sicher, z. B. bei gewissen kletternden Lianen (vergl. S. 158).

Auch in unserem nordischen, feuchten Klima gibt es viele Dornbildungen, deren Nutzen vorläufig unklar ist. Dasselbe gilt von den

---

[1]) Delbrouck 1875; Marloth 1887 u. a.
[2]) Wallace 1891.
[3]) Marloth 1887.
[4]) Wallace 1891; Loesener 1901 u. a.
[5]) Kerner 1869.
[6]) Vergl. unter and. Warming 1892; Henslow 1894; Cockayne 1905; Marloth 1908.

kräftigen Dornen vieler in den Wäldern des Amazonenstromes lebenden Palmen (*Astrocaryum*, *Bactris* u. a.), die Wallace[1]) erwähnt.

Die physiologischen Gründe, weshalb die verholzten Elemente so kräftig werden, sind noch ziemlich unklar. Doch scheinen starkes Licht und starke Transpiration die Ursachen zu sein. Vesque, Viet, Kohl und Lothelier[2]) fanden durch Versuche, daß das mechanische Gewebe mächtiger wird, wenn die Transpiration stärker wird. Cockayne[3]) beobachtete, daß bei der Rhamnacee *Discaria toumatou* die Dornbildung in feuchter Luft nicht stattfand. Stahl, Dufour und Lothelier[4]) stellten fest, daß sie im Lichte stärker als im Dunkeln ist (auch etiolierte Pflanzen werden sehr schwachstengelig). Umgekehrt zeigen Versuche, daß durch vermehrte Wasserzufuhr die Holzbildung bei Eiche und *Robinia* vermindert wird, ebenso wird dadurch besonders bei Monokotyledonen die Ausbildung der mechanischen Elemente schwächer[5]).

Zwergwuchs. Gestrüppe und Polsterpflanzen. Schon S. 48 und 219 ff. wurde erwähnt, daß Wassermangel und starke Transpiration Zwergwuchs hervorrufen können. Wind, Wassermangel und andere ungünstige Wachstumsbedingungen erzeugen auch die Krummholzgestrüppe, die Gestrüppe auf unseren Heiden, die krummästigen Sträucher der Ericaceen, die in Nordostdeutschland als Kusselkiefer bekannte krüppelige Form von *Pinus silvestris*, u. ähnl. Trockener Boden und starke Verdunstung geben den Pflanzen ihr Gepräge, indem sie kurze und kurzgliedrige, gekrümmte Sprosse und Stämme mit spärlicher und unregelmäßiger Knospenbildung hervorrufen; reichliche Feuchtigkeit nebst Wärme bringt lange und gestrecktgliedrige Sprosse hervor. Im Mittelmeergebiete und anderen subtropischen Gegenden mit Winterregen nehmen viele Arten die Gestalt von Sträuchern von mittlerer Höhe an. Beim Gestrüpp und den Wüstensträuchern sind die Zweige und Blätter oft zusammengedrängt, die Verzweigung wird außerordentlich dicht, und die Pflanze im ganzen abgerundet und dicht; Beispiele in der nordafrikanischen Wüste *Achillea fragrantissima*, *Artemisia herba alba*, *Cleome Arabica* u. v. a.[6]), die kugeligen Sträucher von *Astragalus* und *Genista* auf Corsica[7]), und unter ganz anderen klimatischen Bedingungen die S. 182 erwähnten Polsterformen der kalten, windigen, nassen arktischen

[1]) Wallace 1891.
[2]) Vesque und Viet 1881; Kohl 1886; Lothelier 1890.
[3]) Cockayne 1905.
[4]) Stahl 1883; Dufour 1887; Lothelier 1890.
[5]) Graebner 1895.
[6]) Volkens 1887.
[7]) Rikli 1903; Massart 1898.

Gegenden, z. B. *Draba alpina*[1]), *Silene acaulis*[2]) Fig. 136, Arten von *Saxifraga*, viele Moose[3]), in den Alpen *Androsace Helvetica*[4]) u. a. Die südamerikanischen, neuseeländischen und alle anderen Hochgebirge zeigen viele Beispiele für diese wie abgebissen dicht geschorenen, abgerundeten, festen, ja fast harten, aus Sträuchern und aus Stauden bestehenden Polster, in denen zahlreiche Zweige, Blätter und Blattreste zusammengedrängt sind (in Südamerika die beiden Umbelliferen *Azorella* und *Laretia*, *Oxalis*-Arten, Valerianaceen: *Aretiastrum* Fig. 75 usw.[5]), Cacteen u. a.).



Fig. 136. Aufbau einer Polsterpflanze (*Silene acaulis*). Original von F. G. Meyer.

Eine der merkwürdigsten Polsterpflanzen ist *Raoulia mammillaria* auf Neuseeland. Überall ist der Grund derselbe: Trockenheit, durch einen oder den anderen Faktor hervorgerufen; Henslow hat jedoch mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß Zwergwuchs auch durch kleinen und schlechten Samen erzeugt werden kann. Jene dichte Verzweigung und die Rasenbildung werden für das Individuum dadurch nützlich, daß die jungen Sprosse besseren Schutz gegen die Verdunstung finden; sie

---

[1]) Kjellman 1884, S. 474, Figur.

[2]) Vergl. The Botany of the Färöes (Copenhagen 1901—8), S. 993 (F. Börgesen).

[3]) Andersson und Hesselman 1900. — *Grimmia maritima* Fig. 76, S. 184.

[4]) Schröter 1904—8.

[5]) Graebner 1906.

schützen einander und werden von den alten Sprossen geschützt, in den subglazialen Gegenden gegen das Austrocknen durch die Winde (S. 68), in den tropischen Wüstengegenden gegen Sonnenlicht und Wind.

Die Polsterpflanzen sind in neuester Zeit von C. Schröter und Hauri[1]) behandelt worden.

Rosettenpflanzen. Viele Landpflanzen, besonders Xerophyten, haben rosettenblättrige Sprosse, die den erstjährigen Laubsprossen zweijähriger Dikotylen ähnlich sind; man trifft sie in Polarländern, Hochgebirgen, Steppen und Wüsten, bei Epiphyten und tropischen Felsenbewohnern, wie auf S. 45 erwähnt wurde. Die Kurzgliedrigkeit und die daraus folgenden Blattstellungsverhältnisse können sicher nicht in allen Fällen gleichartig erklärt werden, und der Nutzen ist wohl auch nicht immer derselbe. Bei vielen Bromeliaceen dient die Rosette zum Aufsammeln und Aufbewahren von Wasser. Bei Polar- und Gebirgspflanzen hat der niedrige Rosettensproß wohl zunächst den Vorteil, daß die auf der Erdoberfläche ausgebreiteten Blätter den austrocknenden Winden nicht so sehr ausgesetzt sind, daß sie eine größere Luftwärme genießen und zugleich die Wärme des Bodens besser benutzen können. Daß sie in Wüsten den Tau der Nacht besonders vorteilhaft benutzen können, ist wahrscheinlich. Meigen[2]) hebt ferner hervor, daß bei vielen Rosettenpflanzen die einander bedeckenden Blätter „windstille Räume“ bilden, die ja die Verdunstung herabsetzen. Rosettenpflanzen passen gut zu einer offenen und niedrigen Vegetation; die nord- und die mitteleuropäischen Grasfluren, die Alpenmatten und ähnliche Vegetationen sind in der Tat an niedrigen rosettenblättrigen Stauden sehr reich (Formen wie *Plantago major*, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium*, *Pimpinella saxifraga*). Dagegen sind sie in den Wäldern viel seltener (Warming). Rosettenpflanzen vergl. S. 25, Fig. 11; S. 45, Fig. 23; S. 175, Fig. 68; S. 176, Fig. 69; S. 247, Fig. 126.

Bonnier[3]) zeigte, daß gewisse Arten, welche in den Ebenen langgliedrige Sprosse erzeugen, in den Hochgebirgen Rosetten bilden.

Niederliegende Sprosse. Viele Arten, die auf trockenem und warmem, namentlich auf sandigem Boden wachsen, haben niederliegende Zweige, jedenfalls soweit als diese vegetativ sind. Nach S. 33 ist dieses sicher, wenigstens zum Teil, den Wärmeverhältnissen und der Feuchtigkeit des Bodens zuzuschreiben.

---

[1]) Schröter und Hauri 1914; Hauri 1912.

[2]) Meigen 1894.

[3]) Bonnier 1890, 1894.

31. Kap. **Morphologische und anatomische Anpassung der Wasserpflanzen**

Infolge der Ernährungsverhältnisse, die von denen der Luftpflanzen sehr abweichen, haben die Wasserpflanzen sehr viele Eigentümlichkeiten des Baues, die im vorigen Kapitel nur teilweise berührt worden sind. Für die höheren Arten (namentlich Gefäßpflanzen) seien folgende Eigentümlichkeiten des Baues hervorgehoben:

1. Wurzeln und analoge Organe. Da die Nahrung von den untergetauchten Teilen oft vermutlich durch die ganze Oberfläche aufgenommen wird (Algentypus)[1], jedenfalls aber nicht durch die Wurzeln,



Fig. 137. „Windende" Wurzeln von *Hydrilla verticillata*; zur besseren Befestigung im Schlamm hin- und hergebogen (Graebner).

werden bei untergetauchten Pflanzen die Organe reduziert, die sonst aus der Erde mineralische Nahrung aufnehmen: die Wurzeln bei den Phanerogamen und die analogen Organe der Kryptogamen. Mehrere Gefäßpflanzen sind ganz wurzellos (*Salvinia*, *Wolffia*, *Ceratophyllum*, *Utricularia vulgaris*, *Aldrovandia*, *Genlisea*); bei anderen hält das Wachstum der Wurzeln bald inne, sie verzweigen sich nicht, und es kann sogar die Wurzelhaube abgeworfen werden (*Azolla*, *Lemna*, *Hydrocharis*, *Pontederia*, *Pistia*). Wurzelhaare fehlen bei *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Myriophyllum*, *Butomus umbellatus*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris* (von

[1]) Vergl. Graebner 1895, 1906.

dem Wurzelhalse abgesehen), *Nymphaea alba* u. a.[1]). Die Wurzeln sind zunächst Festheftungsorgane.

Bei einer Reihe von Wasserpflanzen, die in losem Boden haften, sind die Wurzeln entweder mit sehr langen Wurzelhaaren versehen, die eine größere Bodenmenge durchziehen, oder sie sind unregelmäßig hin und her oder spiralig gebogen, wodurch auch das Herausziehen aus dem Schlamm erschwert wird[2]) (Fig. 137).

Die steinebewohnenden Algen, Moose und unter den Samenpflanzen die Podostemaceen sind mit besonderen Haftorganen (Hapteren) versehen (Fig. 138).

2. Die Assimilationsorgane. Äußerst mannigfaltig sind die Formen der Algen, worüber die besonderen Werke verglichen werden müssen (und in Kap. 44, 45, 46).

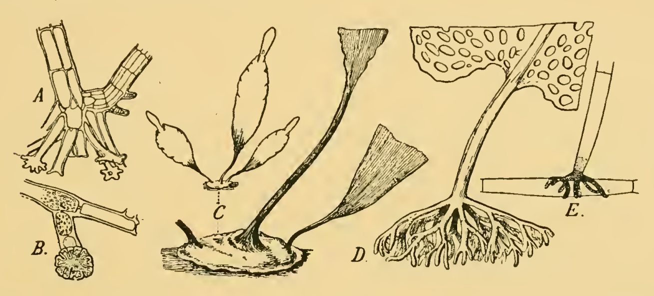


Fig. 138. Haftorgane verschiedener Algen. *A. Polysiphonia nigrescens. B. Spermothamnion Turneri. C. Laminaria solidungula.* (Die größte Figur ca. $^1/_3$.) Die Haftscheibe ist durch Verschmelzen der „radices scutatae" dreier Exemplare entstanden. *D. Agarum Turneri. E. Pithopora Roettleri.* (*A*, *B* nach Rosenvinge, *C* nach J. Agardh, *D* nach Harvey und *E* nach Wittrock.)

Auch die Formen der Gefäßpflanzen sind ziemlich mannigfaltig. Es gibt Arten mit Langsprossen und solche mit Rosettensprossen, Arten ohne und mit Ausläufern; oberirdisch oder unterirdisch kriechende Pflanzen. Weiter gibt es ganz untergetauchte Arten und solche mit Schwimmblättern, andere sind frei schwimmende oder flutende. Aber alle Arten sind **krautartig.**

Die Blattformen sind auch sehr verschieden, worüber in späteren Kapiteln berichtet wird. Hervorzuheben ist, daß Heterophyllie bei einigen Arten vorkommt, indem die untergetauchten Blätter von den Schwimmblättern verschieden sind.

---

[1]) F. Schwarz 1888.

[2]) Vergl. Graebner 1906.

3. Lebensdauer. Die allermeisten Wasserpflanzen sind, jedenfalls unter den Gefäßpflanzen mit Ausnahme von einer Anzahl niederer Pflanzen, wie *Salvinia*, *Naias*, *Subularia*, Podostemaceen und wenigen anderen, mehrjährig, was mit den günstigen, von dem Wechsel des Jahres wenig beeinflußten Lebensverhältnissen im Einklange steht. Die vegetative Vermehrung vieler Wasserpflanzen übertrifft weit die geschlechtliche; dieses geht so weit, daß der Fruchtansatz durch das Wasser ganz verhindert werden kann. Gewisse Pflanzen, wie *Helodea Canadensis* (in Europa jedenfalls), viele *Lemna*-Arten u. a. vermehren sich ausschließlich auf vegetativem Wege, und manche in so ungeheuren Mengen, daß sie sehr lästig werden können, z. B. *Helodea*, *Azolla*, *Eichhornia* usw. Bei *Hydrilla* sind in Europa alle Blüten deformiert, so daß keine Früchte ausgebildet werden können[1]). — Im allgemeinen tritt in der Feuchtigkeit und Nässe die geschlechtliche Vermehrung zurück, während diese durch Trockenheit befördert wird.

4. Anatomische Eigentümlichkeiten. Das grüne Gewebe (Chlorophyllgewebe) von Wasserpflanzen ist sehr wenig differenziert; es gibt sehr geringe oder gar keine Differenzierung in den submersen Laubblättern, und keine Differenz zwischen Palisadengewebe und Schwammparenchym. Die Blätter sind daher isolateral.

Die Schwimmblätter haben dorsiventralen Bau.

Die Epidermis ist dünn und führt oft Chlorophyll, was mit der geringen Lichtstärke in Verbindung stehen muß. Haare fehlen bei den allermeisten Blütenpflanzen und sind, wo sie vorkommen, entweder schleimbildend (vergl. S. 205), oder dienen zur Verstärkung der Assimilation oder zur Atmung (die beiden letzten Fälle bei Algen und Podostemaceen). Die Cuticula fehlt oder ist sehr dünn, ebenso fehlen Überzüge von Wachs und Kork, daher vertrocknen Wasserpflanzen an der Luft so leicht.

Sehr oft erscheint die Epidermis größerer, untergetauchter Wasserpflanzen (*Potamogeton* usw.) für Wasser nicht oder sehr schwer benetzbar, beim Herausziehen aus dem Wasser läuft dieses sofort ab und die Oberfläche der Blätter usw. erscheint fettglänzend und trocken. Lundström[2]) hat gefunden, daß sich bei den betreffenden Arten in den Epidermiszellen Öltropfen befinden, die an kleine farblose Stäbchen gebunden sind; Lundström nennt sie „farblose Ölplastiden". Sie sind in allen Oberhautzellen zu finden, nur in den an die Hauptnerven und an den Wasserporus grenzenden Stellen fehlen sie, und diese Stellen bleiben denn auch vom Wasser benetzt. Der Zweck dieser Ölzellen ist nicht

[1]) Caspary 1860.

[2]) Lundström 1888; Graebner 1906, S. 412.

ganz klar; sie werden als Schutz gegen Tierfraß oder gegen die Ansiedelung epiphytischer Algen gedeutet, vielleicht sollen sie aber auch (sie finden sich schon in ganz jungen Zellen) die Diffusion zuckeriger Lösungen aus den Blättern in das umgebende Wasser verhindern.

Die Ausscheidung von Wasser ist bei untergetauchten Wasserpflanzen nicht ausgeschlossen, sie geschieht in tropfbarflüssiger Form und wird durch innere Kräfte verursacht. Die Blattspitzen mancher Arten haben Wasserporen, oder die Blattspitzen zerfallen und die Spitzen der Gefäßbündel sind daher offen und treten in direkte Berührung mit dem Wasser[1]).

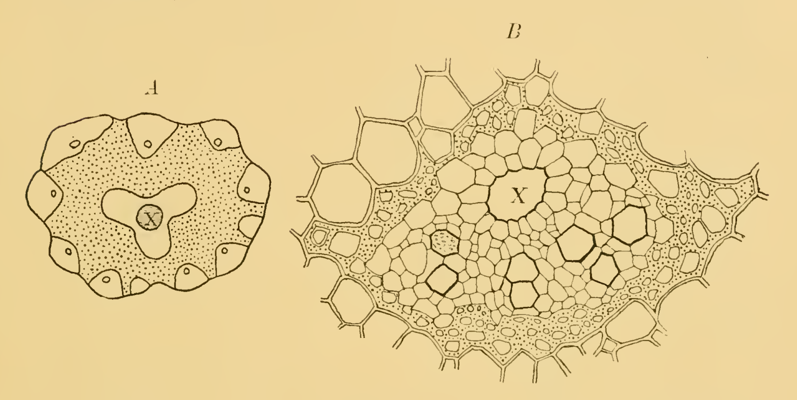


Fig. 139. *Potamogeton perfoliatus.* *A* Querschnitt durch den Stengel, *B* ein Gefäßbündel, stärker vergrößert. Bei beiden *X* der Xylemgang. (Nach Schenck.)

Verdunstung im strengen Sinne ist natürlich ausgeschlossen, daher fehlen Spaltöffnungen an den allermeisten untergetauchten Teilen und sind bei den wenigen, wo sie vorkommen, vermutlich entweder Wasserporen oder ganz ohne Funktion.

Die Schwimmblätter haben Spaltöffnungen auf der Oberseite[2]).

Wasser leitende Röhren werden aus demselben Grunde weniger notwendig; die Gefäße und der ganze Holzteil werden bei den Gefäßpflanzen reduziert. Der Siebteil als eiweißleitendes Gewebe erfährt keine Reduktion. Die leitenden Gewebe werden immer mehr in der Mitte des

[1]) Vergl. die Arbeiten von Schenck 1886 a; Sauvageau 1889, 1890, 1891, 1894; Wieler 1892; Weinrowsky 1898; Minden 1899; Burgerstein 1904; Graebner 1906.

[2]) Haberlandt 1904.

Organes vereinigt, so daß sie zuletzt einen zentralen Strang bilden. (Van Tieghem stellt vier Typen degradierter Wurzeln auf)[1].

Die Menge und Verzweigung der Nerven in den Blättern ist geringer als in Landpflanzen. — Sehr bemerkenswert sind die bei größeren Wasserpflanzen nicht seltenen Xylemgänge[2], die durch Resorbierung der ursprünglich im Xylem angelegten Gefäßgruppen entstehen und in großen Gefäßbündeln (*Potamogeton lucens* usw.) eine erhebliche Größe erreichen können (Fig. 139). Diese mit Wasser gefüllten Xylemgänge durchlaufen die Gefäßbündel, von dort aus die Blätter und stehen in Verbindung mit den Wasserporen (s. S. 212) an der Spitze. Es scheint, als ob bei diesen nicht nach dem Algentypus (s. S. 268) lebenden Pflanzen, deren Epidermis durch Schleim oder Öl (s. S. 270) geschützt ist, also wohl kaum dort Nahrungsaufnahme zuläßt, eine Art innerer Ernährung vorhanden ist[3].

Das mechanische Gewebe wird reduziert oder gar nicht entwickelt, weil die Tragfähigkeit des Wassers größer ist als die der Luft. Namentlich werden biegungsfeste Konstruktionen nicht entwickelt. Gegen die Streckung durch Wasserbewegungen wird möglichst im Zentrum des Stengels zusammengedrängtes mechanisches Gewebe mit zugfesten Konstruktionen angewandt[4]; gewisse Algen z. B. haben Verstärkungsrhizoiden in den unteren Teilen des Thallus, was Wille[5] eingehend nachgewiesen hat. Verholzung findet sich nicht oder nur sparsam (bei den Gefäßen). Dazu kommt:

Lufträume bei den Wasser- (und Sumpf-) Pflanzen sind sehr häufig und sehr groß. Diese Lufthöhlen dienen zur Verminderung des spezifischen Gewichtes (Schwimmapparate), außerdem zum Luftwechsel (Atmung); Fig. 47, S. 143; Fig. 92, S. 208. Ein eigentümliches Luftgewebe ist das Aërenchym[6] Fig. 140. Bei einer Anzahl großer Algen, z. B. *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Halidrys siliquosus*, *Sargassum* (Fig. 141), *Macrocystis* u. a. Laminariaceen, kommen luftführende Schwimmblasen vor.

Ohne Lufträume sind die Algen, Moose, kleinere dikotyle Blütenpflanzen, speziell die Podostemaceen. Vergleiche oben die ohne Durchlüftungseinrichtungen und ohne Xylemgänge lebenden Wasserpflanzen, den „Algentypus“[7].

---

[1]) Van Tieghem 1870—71.

[2]) Schenck 1886 a.

[3]) Graebner 1906.

[4]) Schwendener 1874. Warming über Podostemaceen 1871—1901.

[5]) Wille 1885.

[6]) Schenck 1889 a; Goebel 1891—92, II.

[7]) Graebner 1895; 1902 u. a.

Dickenwachstum findet sich bei den Achsenorganen der Wasserpflanzen nur ausnahmsweise, was mit den unter 2 und 3 genannten Umständen zusammenhängt.

Im Gegenteil sind die untergetauchten Stämme von Samenpflanzen viel länger und dünner als bei Landpflanzen und machen oft den Eindruck von etiolierten Stengeln.

Schleim. Bei den verschiedensten Familien der Wasserpflanzen beobachtet man, daß die jungen Pflanzenteile mit Schleim überzogen sind. Während Stahl auch diese Einrichtung als Schutz gegen Tierfraß deutete, kam Schilling durch Versuche zu dem Schluß, daß die

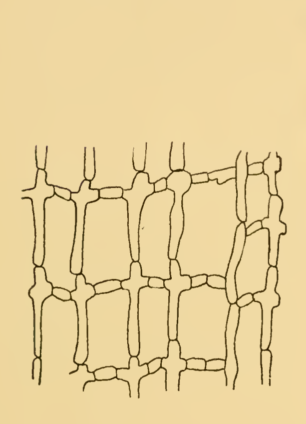


Fig. 140. Aërenchym. (Nach Schenck.)



Fig. 141. *Sargassum* sp.; mit Schwimmblasen; etwa $^1/_6$ vergrößert. (Nach Börgesen.)

Schleimschicht für die Lösungen mancher Salze und Farbstoffe völlig undurchlässig ist; er hält den Schleimmantel also für eine Schutzschicht gegen die direkte Berührung der zarten Zellen mit dem Wasser, um das unerwünschte Aus- und Eintreten von Lösungen bis zu der Zeit zu verhindern, wo die Epidermis ausgebildet ist und selbst schützend wirkt[1]. — Der Schleim wird teils von Haaren, teils von inneren Schleimgängen sowie auf Samenschalen gebildet. Der Schleim, der sich oft an Algen, die am Strande oder in stark bewegtem Wasser wachsen, findet, z. B. bei *Nemalion multifidum*, mag sie gegen die Gewalt der Wasserbewegungen schützen[2]. Algen an der Küste, die zur Zeit der Ebbe

[1]) Stahl 1888; Goebel 1891—92; Schilling 1894.
[2]) Wille 1885.

trocken liegen, haben ebenso wie andere, zeitweise der Trockenheit ausgesetzten Algen einen Schleimüberzug, der die inneren Teile vor dem Vertrocknen schützt[1]).

Die Eigentümlichkeiten der Wasserpflanzen, die hier besprochen sind, sind im allgemeinen als Beispiele einer Degeneration und vom morphologischen wie vom anatomischen Standpunkte als Rückbildungen aufzufassen, sobald man die Wasser- mit den Landpflanzen vergleicht. Dieser Rückschritt mag mit Henslow[2]) als eine Anpassung aufgefaßt werden. Daß auch einige fortschreitende nützliche Anpassungen vorhanden sind, zeigt das Vorkommen des Öles in der Epidermis, der Schleimbildung, des Xylemganges usw.

---

[1]) Über die Schleimerzeugung bei Pflanzen vergl. die Arbeiten von Hunger 1899; Schilling 1894; Goebel 1898—1901; B. Schröder 1903.

[2]) Henslow 1895.

Dritter Abschnitt

Das Zusammenleben der Organismen. Sociale Anpassungen. Die Pflanzenvereine

32. Kap. **Das Zusammenleben der lebenden Wesen**

Die leblosen, physikalischen, chemischen und anderen Faktoren, die im ersten Abschnitte behandelt wurden, reichen durchaus nicht zum vollen Verständnis der Vereinsbildung im Pflanzenreiche hin. Schon Kap. 15 wurde ein anderer Faktor, nämlich der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander, als von so großer Bedeutung hervorgehoben, daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen bleiben.

Auch ein anderer Faktor, das Tierleben, hat für die Art und die Haushaltung der Vegetation große Bedeutung. Die Rolle der Regenwürmer, der Insekten und anderer kleiner Tiere bei den physikalischen oder den chemischen Änderungen des Bodens wurde schon behandelt. Das Tierleben greift jedoch auch auf vielerlei andere Weise in das Leben der Pflanzen ein, und unter allen lebenden Geschöpfen steht der Mensch als der voran, der die größten Veränderungen in den Pflanzenvereinen und auch Kämpfe zwischen diesen hervorruft.

Die mannigfaltigen, verwickelten Wechselverhältnisse der lebenden Wesen sind Umstände von allergrößter Bedeutung für das Pflanzenleben und die Pflanzenvereine, so daß sie in einem besonderen Abschnitte behandelt zu werden verdienen (vergl. 5. Abschnitt).

33. Kap. **Die Eingriffe des Menschen**

Auf vielfache Art stehen der Mensch und die Pflanzenwelt in Wechselwirkung. Obwohl die Pflanzenwelt auf den Menschen einwirkt, ist dieser doch bei weitem der stärkere, und die Vegetation wird in dem

Grade sein Werk, daß es bald nur wenige Gegenden der Erde geben wird, wo er nicht umbildend und zerstörend eingegriffen hat, indem er die Vegetation nach seinem Gebrauch einrichtete oder indirekt auf sie einwirkte. Hier sei nur angedeutet, wie der Mensch, teils direkt, teils indirekt, durch seine Bearbeitung des Bodens, durch seine Kulturpflanzen und seine Haustiere, in den Zustand und in die ökonomische Stellung der ursprünglichen Pflanzenvereine eingreift, und wie er in der Form neuer Kulturpflanzen (z. B. Waldbäume) und neuer Unkräuter den wilden Pflanzen absichtlich oder unabsichtlich neue Mitbewerber zuführt[1]. Alte Vereine werden vom Menschen ausgerottet und neue Vereinsformen hervorgebracht; wenn wir z. B. in den Tropen verlassenen Plantagenboden mit Gebüschen von Unkrautpflanzen bedeckt sehen, so ist dieses ein neuer Verein, der natürlich nicht als solcher vorhanden war, bevor der Boden in den Dienst des Menschen genommen wurde, und die betreffenden, nun in riesigen Massen und als ein Verein mit einem besonderen Gepräge und einer besonderen Haushaltung auftretenden Arten müssen vor jener Zeit einzeln am Waldrande und an anderen offenen Stellen zerstreut gewesen sein[2].

Die Bedeutung des Eingreifens der Menschen ist sehr stark von Crampton[3] hervorgehoben worden. Er teilt die Standorte in künstliche und natürliche; die ersteren finden wir in Pflanzungen, Gärten, Hecken, Feldern usw. Zu ihnen gehören auch solche, die durch Drainierung, Rauch, Haustiere usw. verändert worden sind (Graebners[4] Kultur- und Halbkulturformationen). Näheres über die Eingriffe des Menschen folgt im letzten Abschnitte[5].

34. Kap. **Das Zusammenleben mit den Tieren**

Durch die biologischen Forschungen der Gegenwart, zu denen Darwins Arbeiten den Anstoß gegeben haben, sind wir über mannigfaltige und verwickelte Verhältnisse des Zusammenlebens zwischen Tieren und Pflanzen und über Anpassungen der Pflanzen an Tiere und umgekehrt aufgeklärt worden.

In floristisch-geographischer Hinsicht kann an den Zusammenhang zwischen dem Verbreitungsgebiete gewisser Pflanzen und Tiere, z. B. zwischen *Aconitum* und *Bombus* erinnert werden[6], oder daran, daß die

---

[1] K. Fritsch 1902.

[2] Warming 1892.

[3] Crampton 1913.

[4] Graebner 1909.

[5] Über die Veränderungen an Kulturpflanzen, verminderte Fruchtbarkeit usw. vergl. Zacharias 1911; über ihre Disposition für parasitische Krankheiten, Sorauer 1902.

[6] Kronfeld 1890.

Vanille auf Mauritius, wohin sie am Anfange dieses Jahrhunderts eingeführt wurde, nur nach künstlicher Bestäubung Frucht bringt, weil die zur Bestäubung passenden Insekten dort fehlen, oder an die Beziehung, die nach Aurivillius zwischen der Insektenfauna des hohen Nordens und den biologischen Blumentypen der hochnordischen Flora besteht. Weiter seien erwähnt: *Angraecum sesquipedale*, welches unzweifelhaft an einen Nachtfalter mit enorm langem Rüssel angepaßt ist, oder *Yucca filamentosa*, die von der Motte *Pronuba yuccasella* abhängig ist[1]).

Es sei ferner auf die ganz verschiedene Rolle hingewiesen, die mit Hilfe von Wind oder von Insekten bestäubte Blüten in der Physiognomie des ganzen Pflanzenvereines und der Landschaft spielen. Die Bäume der nordischen Wälder sind zumeist an Windbestäubung angepaßt (wenigstens die bestandbildenden), die der tropischen größtenteils an Insektenbestäubung, und hiermit gehen Unterschiede in der Blütenpracht einher, die dem Walde ein ganz verschiedenes Gepräge geben.

Viele ozeanische Inseln, z. B. die Galapagosinseln, sind arm an Blütenpflanzen mit schön gefärbten Blüten, aber reich an Farnen oder an Pflanzen mit kleinen und unansehnlichen Blüten; und dieses muß vermutlich mit der Dürftigkeit der Insektenfauna in Verbindung gebracht werden[2]).

Über Bestäubungsverhältnisse existiert eine ungeheuer große Litteratur; außer Darwin und Chr. C. Sprengel mögen genannt werden: Axell, Beccari, Briquet, Burkill, Delpino, Scot-Elliot, Fritsch, Hildebrand, Keller, Kirchner, Kuhn, Knuth, Lindman, Loew, Ludwig, MacLeod, Marloth 1908, H. Müller, A. F. W. Schimper, Schumann, Skottsberg, Warming, Willis und viele andere.

Daß gewisse Pflanzenvereine in unserer nordischen Natur einen besonderen Charakter haben können, der durch die Formen der Blütenstände und durch die Stellung der Blüten im Einklange mit dem Niveau, das die Blütenstände in der Vegetation einnehmen, und mit den Insektenbesuchen ausgedrückt wird, hat Grevillius[3]) nachzuweisen gesucht.

Ferner sind zu berücksichtigen: die gegenseitige Anpassung, die sich zwischen Insekten und Blüten findet, die Bauverhältnisse, die die Pflanzen instand setzen, ihre Früchte oder ihre Samen oder sogar Knospen und Sproßteile mit Hilfe der Tiere zu verbreiten (saftige und gefärbte Früchte, oder Früchte und Samen mit Hakenvorrichtungen oder Drüsenhaaren usw.). Dieses Thema hat in neuerer Zeit besonders Sernander[4]) bearbeitet.

---

[1]) Riley 1873, 1891; Knuth 1904, III, S. 130.
[2]) Wallace 1880; siehe M. G. Thomson 1880.
[3]) Grevillius 1894.
[4]) Sernander 1901, 1906.

Besonders betont muß ferner werden das Zusammenleben zu gegenseitigem Nutzen, das zwischen Ameisen und Pflanzen stattfindet (*Myrmecodia, Cecropia, Acacia, Triplaris* u. a.[1]).

Großes Interesse bieten die neuen Studien Sernanders[2]) über die Myrmekochorie. Viele Pflanzenarten besitzen an ihren Früchten oder Samen fleischige Anhängsel, die meist fettes Öl enthalten (Elaiosome Sernanders) und von den Ameisen begierig gefressen werden. Diese Pflanzen entstammen den verschiedensten Familien. Die Stärke der Myrmekochorie ist verschieden, manche Früchte oder Samen werden sofort in den Bau geschleppt und später wieder fort, andere bleiben längere Zeit liegen. Je nach der Lage der Elaiosomen unterscheidet Sernander eine Anzahl (15) Typen. Besonders stark ist die Myrmekochorie ausgeprägt bei *Scilla Sibirica, Corydallis cava, Viola odorata, Veronica agrestis* u. a. (Fig. 142).

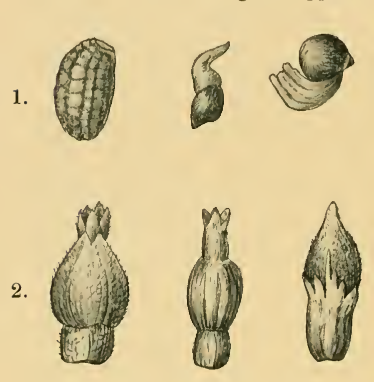


Fig. 142. Myrmekochoren-Früchte und -Samen. 1. *Puschkinia scilloides, Luzula pilosa, Corydallis cava.* 2. *Aremonia agrimonioides, Thesium alpinum, Carex montana.* Nach Sernander u. Ulbrich.

Weiter das Zusammenleben, das sich zwischen Milben und Pflanzen findet, auf denen Domatien zur Wohnung für jene ausgebildet sind[3]), und das Zusammenleben, das nach Cienkowski, Entz, Brandt und Geddes zwischen grün oder gelb gefärbten Algen (*Zoochlorella, Zooxanthella*) und Tieren (Radiolarien, Infusorien, Flagellaten, *Spongilla, Hydra viridis* u. a.) herrscht und das als mutualistisch aufgefaßt werden muß, da die Alge kohlenstoffhaltige Nahrung und Sauerstoff herbeischafft, während das Tier ihr Obdach gibt und für die beständige Zuführung von frischem kohlensäurehaltigem Wasser sorgt.

Ferner sind z. B. die Bauverhältnisse zu beachten, die für die Pflanzen nützliche Schutzeinrichtungen besonders gegen die weidenden Tiere bilden: Gifte, Bitterstoffe, Gerbstoffe, ätherische Öle, Raphiden, Dornen, Brennhaare, stechende Borsten u. a.[4]).

Auch sei hier an die Anpassungen der insektenfressenden Pflanzen an ihre eigentümliche Ernährungsart erinnert; ferner daran, daß gewisse

---

[1]) Vergl. Belt 1874; Delpino, siehe Schimper 1898; Raciborski 1898; Warming 1893. Vergl. auch Fiebrig 1909; Ule 1900, 1906.

[2]) Sernander 1906; Birger 1907; Ulbrich 1907.

[3]) Lundström 1887. Penzig u. Chiabrera 1903.

[4]) Stahl 1904.

Tiere in ökologisch-geographischer Hinsicht dadurch eine große Rolle spielen, daß sie gewisse Pflanzen suchen und zur Nahrung benutzen; so Hirsche, Hasen, Mäuse und ähnliche in den Wäldern, die großen Wiederkäuer auf den Savannen und Steppen Afrikas usw. Hierdurch werden gewisse Pflanzenarten auf Kosten anderer begünstigt, und das ganze Gepräge des Vereines wird ein anderes; über die dabei erfolgende Bevorzugung von giftigen, schlechtriechenden und -schmeckenden Pflanzen vergl. Graebner[1]).

Die Veränderung der Pflanzenformen durch die weidenden Tiere sind besonders besprochen und illustriert worden durch L. Klein, Adamovicz[2]) usw.



Fig. 143. Ficus-Baum (*Urostigma doliarium*) in Brasilien, in der Trockenzeit. Der Baum ist blattlos, alles Grüne rührt von Loranthaceen (*Struthanthus*) her. (Nach Phot. von Warming 1865 in „Lagoa Santa“ [1892]).

35. Kap. Das Zusammenleben der Pflanzen untereinander

Verschiedenerlei Bande von sehr verschiedener Stärke können die Pflanzen miteinander verknüpfen; in einigen Fällen greift das Zusammenleben in das Leben der betreffenden Arten tief ein, in anderen Fällen

---

[1]) Graebner 1909.

[2]) Klein 1899; Adamovicz 1909. Über das in diesem Kapitel besprochene vergl. übrigens Ludwig 1895; C. Schröter 1904—08; F. W. Neger, Biologie der Pflanzen 1913; Jos. Braun 1913, S. 147.

ist es weit loser, sogar rein zufällig. Indem wir im folgenden mit solchen Formen des Zusammenlebens beginnen, wo die Arten am innigsten und am festesten verknüpft, nämlich organisch verbunden sind (eigentliche Symbiose)[1]), gehen wir allmählich zu den loseren Formen über und schließen mit den großen Pflanzenvereinen, die viele Arten des Zusammenlebens umfassen und demnächst der Gegenstand unserer Betrachtung sein werden. Die Formen des Zusammenlebens sind gegeneinander nicht scharf abgegrenzt.

Der **Parasitismus** ist eine Form des Zusammenlebens, in der die beiden zusammenlebenden Arten am engsten verbunden sein können. Die eine Art versieht die andere mit Nahrung, der Schmarotzer lebt auf oder in seinem „Wirte", von dessen lebendem Gewebe oder doch seinem plastischen Material. Der Grad, wie weit der Schmarotzer an

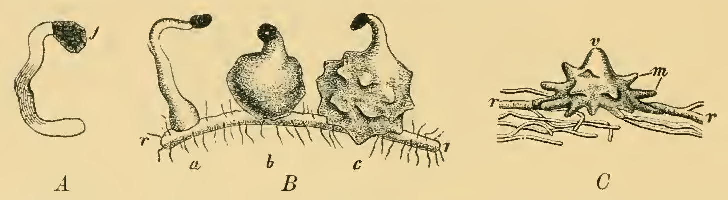


Fig. 144. Keimpflanzen von *Orobanche* (*Phelipaea*) *ramosa*, auf der Wurzel *r*—*r'* sitzend. *A*. Ganz junge Keimpflanze, oben noch die Samenschale. — *B*. *a* das Wurzelende des Keimlings ist etwas angeschwollen, doch hat die Wurzel die Rinde erst zur Hälfte durchbrochen; *b* das hypokotyle Glied ist stark angeschwollen und mit der Wirtswurzel verwachsen; *c* Adventivwurzeln treten in Gestalt schwacher Auswüchse hervor. 16 : 1. — *C*. Ältere Keimpflanze, die Adventivwurzeln andere Wurzeln ergreifend. 4 : 1. (Nach Caspary.)

seinen Wirt gebunden ist und seine Nahrung aus ihm ziehen muß, kann jedoch äußerst verschieden sein und stuft sich bei den verschiedenen Arten ab: Am abhängigsten sind viele Rostpilze oder die Flachsseide (*Cuscuta epilinum*) oder *Orobanche*-Arten usw., die nicht nur Ganzparasiten, d. h. außerstande sind, anorganische Nahrung zu benutzen, sondern auch nur auf einer ganz bestimmten Art leben können (Fig. 143, 144, 145).

Weniger abhängig sind die Arten, die auf mehrfache oder auf vielerlei verschiedene Weise gleich gut gedeihen können, entweder auf Arten derselben oder sogar innerhalb verschiedener Familien; *Cuscuta epithymum* ist eine solche (ganzparasitische) Art, die auf *Calluna*, Labiaten, Papilionaceen, ja auf Monocotylen und *Equisetum* u. a. leben kann, und *Viscum album* ist eine andere (halbparasitische) Art, von der die

[1]) Schimper 1898.

eine Rasse etwa auf einem halben Hundert Arten von Laubbäumen, die andere auf mehreren Nadelbäumen, die dritte nur auf *Abies alba* schmarotzen kann[1]). Von Laub- auf Nadelhölzer und umgekehrt gehen sie nicht über. Sie sind physiologische Varietäten („Gewohnheitsrassen", Magnus; spezialisierte Formen, Eriksson; biologische Rassen, Rostrup). In den Tropen leben zahlreiche Loranthaceen, die auf Bäumen schmarotzen (Fig. 143); einige von ihnen haben prachtvolle Blüten.

H. Winkler betont neuerdings[2]), daß nach seinen Versuchen die Mistel wohl im wesentlichen Wasser entzieht und einen Teil ihres

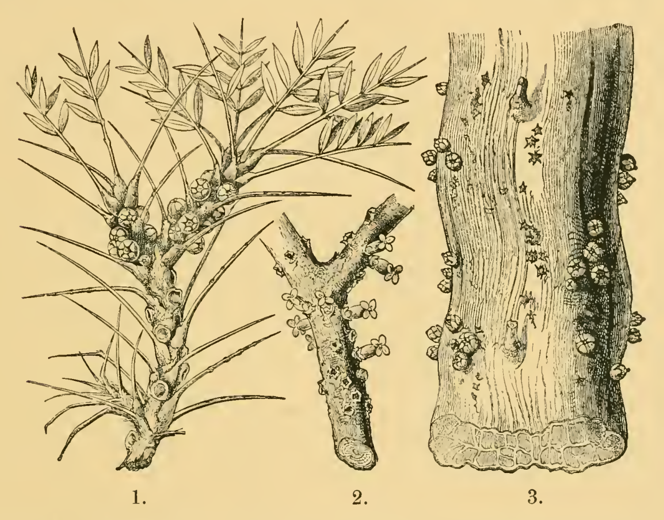


Fig. 145. Rafflesiaceen auf Zweigen von Bäumen und Sträuchern schmarotzend; 1. u. 3. *Pilostyles*, 2. *Apodanthes*. Die vegetativen Teile sind vollständig im Wirtskörper eingeschlossen, nur die Blüten treten nach außen heraus. (Nach Kerner.)

Bedarfes an plastischen Stoffen durch Assimilation selbst deckt, daß sie aber auch wesentlich auf die organische Substanz des Wirtes angewiesen ist.

Während gewisse Arten Zwangsschmarotzer (obligatorische Schmarotzer) sind, die nur als Schmarotzer leben können, sind andere weniger gebunden und können gelegentlich vortrefflich als Saprophyten (Verwesungspflanzen) leben, z. B. der Hallimasch (*Armillaria mellea*). *Nectria cinnabarina* u. a. Pilze sind wohl stets zuerst Saprophyten,

---

[1]) Tubeuf 1912—14.

[2]) H. Winkler 1913.

dringen dann aber auch vom toten Gewebe (Astzapfen usw.) in das lebende.

Die Euphrasiaceen, die mit ihren Wurzeln die benachbarter Pflanzen aussaugen (Fig. 146), können zum großen Teil, wenn auch schwächlich und wenig Samen und Früchte bringend, gedeihen, wenn im weiten Umkreise keine Pflanze wächst.

Zwischen dem Schmarotzer und seinem Wirte besteht ein feindliches (einseitig antagonistisches) Verhältnis: der Schmarotzer greift seinen Wirt an und zehrt an seiner Kraft. Der Wirt kann so geschwächt werden, daß er durch den Schmarotzer getötet wird (Orangenbäume können durch Loranthaceen getötet werden); natürlich stirbt dann auch der Schmarotzer.

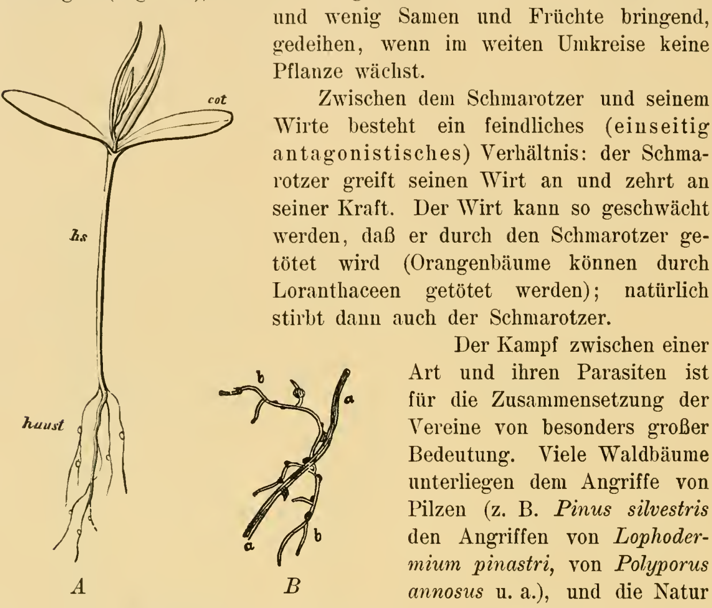


Fig. 146. *A. Melampyrum pratense*, Keimpflanze. *hs* Hypokotyles Glied; *haust* Saugwarzen; *cot* Cotyledonen; 1 : 1 (E. Warming). — *B. b—b* Wurzel von *Euphrasia officinalis* (Augentrost) mit ihren Haustorien, von welchen eins sich auf der Wurzel *a—a* festgeheftet hat. 1 : 1. (Nach Warming-Johannsen.)

Der Kampf zwischen einer Art und ihren Parasiten ist für die Zusammensetzung der Vereine von besonders großer Bedeutung. Viele Waldbäume unterliegen dem Angriffe von Pilzen (z. B. *Pinus silvestris* den Angriffen von *Lophodermium pinastri*, von *Polyporus annosus* u. a.), und die Natur der Waldvegetation ganzer Länder wird hierdurch beeinflußt. Kulturwälder (meist aus einer Art mit gleichaltrigen Stämmen; „Forsten") sind dem Angriffe von Schmarotzern mehr ausgesetzt als Naturwälder, weil sich die Schmarotzer in einem gleichförmigen Bestande leichter ausbreiten als in einem ungleichförmigen. Der Parasitenangriff ist neben klimatischen Verhältnissen oft der Grund, weshalb eine Art einer anderen unterliegt.

Helotismus[1]). Das Zusammenleben zwischen den Flechtenpilzen und den Algen muß man offenbar am richtigsten als Helotismus auffassen. Eine Flechte ist ein Doppelorganismus, von einem Pilz und

---

[1]) Vergl. Reinke, weiter Warming, Den almindelige Botanik, Kjöbenhavn 1895, S. 381. Von εἱλώτης, Sklaven. Warming-Johannsen, S. 348.

einer Alge gebildet, welch letzere von Hyphen des Pilzes umsponnen und in den Pilzkörper aufgenommen ist. Das Verhältnis wird gewöhnlich als mutualistisch bezeichnet, d. h. die beiden Organismen sollen einander gegenseitig Dienste leisten, und dieses ist ja wohl auch richtig, indem die Alge offenbar durch ihr Chlorophyll für kohlenstoffhaltige Nahrung und für die Verarbeitung der Nahrung zum gemeinsamen Besten sorgen und der Flechtenpilz das übrige herbeischaffen muß; aber die Gegenseitigkeit ist nicht gleich groß, denn der Pilz muß sich mit der Alge verbinden, um sich zu seiner vollkommensten Form entwickeln zu können, aber die Alge braucht den Pilz keineswegs und zieht es sicher vor, frei, von ihm geschieden, zu leben. Der Ausdruck „Konsortium" ist daher auch nicht zutreffend. Daß die Alge kräftig

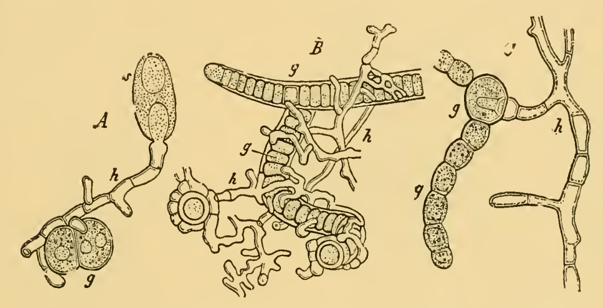


Fig. 147. Gonidientypen von Flechten. *g* Gonidien, *h* Hyphen. *A.* Keimende Spore von *Xanthoria parietina*, deren Keimfaden sich auf *Cystococcus* festsetzt. — *B.* Ein *Scytonema*-Faden, der von den Hyphen von *Stereocaulon ramulosum* umsponnen wird. — *C.* Eine Hyphe von *Physma chalazanum* dringt in eine Zelle von *Nostoc* ein. (Nach Bornet.)

wächst und sich rasch vermehrt, vielleicht sogar größere Zellen als im freien Zustande erhält, braucht nichts anderes als ein Hypertrophismus, ein Krankheitszustand, zu sein. Man hat gemeint, daß die Alge in dem Pilzkörper Schutz gegen Austrocknen fände; aber erstens scheint dieses kaum notwendig zu sein, da die betreffenden Algen gewiß alle ein Austrocknen vorzüglich ertragen, zweitens ist es nicht einmal der Fall, daß sie wirklich Schutz gegen Austrocknen finden, denn die Flechte trocknet unter gegebenen Verhältnissen so ein, daß sie spröde wird. Außerdem ist die Alge daran verhindert, sich auf die für ihre Art vollkommenste Weise zu vermehren, z. B. bilden viele derselben im freien Zustande Schwärmsporen, in der Flechte aber nicht. Die Alge ist in dem Pilze offenbar in Sklaverei, und dieser ist eine Art Parasit, der von gewöhnlichen Parasiten namentlich dadurch abweicht, daß er den Wirt in seinen Körper aufnimmt und daß er selbst für einen Teil der

im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt. Es besteht also eine gewisse Ähnlichkeit mit den grünen Halbparasiten; aber, während man annehmen muß, daß diese die kohlenstoffhaltige Nahrung wenigstens z. T. selbst erzeugen, braucht der Flechtenpilz nur für die nicht kohlenstoffhaltige Nahrung zu sorgen (Fig. 147).

Auch hier kann das Band zwischen den beiden Organismen recht eng sein, indem der Pilz bestimmte Algenarten wählt (vergl. Schwendener). — Ganz abweichenden Anschauungen über das Verhältnis zwischen Pilz und Alge hat früher Minks und neuerdings Elfving[1]) Ausdruck gegeben.

A B C

Fig. 148. Mykorrhizen. *A*, *B* der Buche aus Waldboden. *A*. Eine zur Mykorrhiza umgebildete Wurzel. *B*. Die Wurzelzweige breiten sich (oft fast rechtwinkelig verzweigt) zwischen den teilweise verwesten Blattresten aus und sind an der Spitze deutlich angeschwollen. — *C*. Aus einem Längsschnitt durch eine Wurzel von *Neottia nidus avis*, in der Nähe der Wurzelspitze; *e* Epidermis, unten in der Rinde 2 mit Pilzhyphen gefüllte Zellen; in den oberen fehlen die Pilzhyphen, doch sind solche eben im Begriffe in die Zellen *a* und *i* einzuwandern. (*A*, *B* nach P. E. Müller; *C* nach Frank.)

Ob es einen **Mutualismus** mit vollkommener Gegenseitigkeit, einem für beide Teile gleich vorteilhaften Zusammenleben, gibt, ist zweifelhaft. Die meisten bekannten Verhältnisse des Zusammenlebens zwischen Organismen sind nicht so gut bekannt, daß wir den Zusammenhang vollständig klar durchschauen können. Dieses gilt z. B. von der Mykorrhiza, wobei Wurzeln einer höheren Pflanze mit immer sterilen Pilzhyphen eine enge, entweder ektotrophische oder endotrophische Verbindung eingehen, d. h. entweder mit Hyphen, die vorzugsweise eine Kappe auf der Oberfläche der Wurzelspitzen bilden,

[1]) Elfving 1914.

oder mit Hyphen, die in den Rindenzellen der Wurzeln leben. Mykorrhizen sind bei den meisten Kätzchenträgern, Nadelbäumen, Ericaceen und vielen anderen gefunden worden, besonders bei vielen mehrjährigen Kräutern, die auf Rohhumus-, Torf- und Humusboden, also auf humusreichem Boden leben. Die Mycelien haben sicher von der Blütenpflanze Vorteil, aber es ist sehr wahrscheinlich, daß sie dieser von Nutzen sind; sie ersetzen, jedenfalls in gewissen Fällen, die Wurzelhaare und dienen vermutlich dazu, organische, namentlich stickstoffhaltige Nahrung aus dem an Humus reichen Boden herbeizuschaffen[1]) (Fig. 148).

P. E. Müller[2]) fand, daß die meisten unserer Waldbäume ektotrophische Mykorrhizen haben, wenige endotrophische. Bei der Bergkiefer fand er zwei Formen, gabelige und traubige, die auf derselben Wurzel vorkommen können. Er ist auch der Meinung, daß diese dazu dienen, den Pflanzen stickstoffhaltige Nahrung zuzuführen. Da er durch ausgedehnte Kultur und Versuche fand, daß die Bergkiefer in Jütland auf ganz humusfreiem Boden der Heidegegenden gut gedeiht, die Fichte aber nicht, daß dagegen die Fichte, wenn sie mit Bergkiefern zusammen gepflanzt wird, gut gedeiht, so glaubt er, daß es die Kiefer ist, die durch ihre Mykorrhizen den Stickstoffhunger der Fichte befriedigt.

Ist dieses, was zunächst für die ektotrophischen Mykorrhizen gilt, richtig, so hat man hier ein bemerkenswertes Beispiel dafür, daß die eine Pflanzenart der anderen hilft, Standorte zu besiedeln, und sich in einem Boden Nahrung zu verschaffen, von dem sie sonst vielleicht ausgeschlossen bliebe; die *Calluna*-Heide, der Fichtenwald usw. würden dann bis zu einem gewissen Grade diesem Zusammenleben ihr Dasein verdanken.

Die Frage nach der Bedeutung der Mykorrhizen ist aber bei weitem nicht gelöst; verschiedene Hypothesen sind neuerdings darüber aufgestellt worden. Wichtig ist besonders die von Stahl[3]), nach welcher die Pilze der ektotrophen Mykorrhizen hauptsächlich Nährsalze für die von ihnen bewohnten Pflanzen herbeischaffen sollen; dadurch würden diese besser imstande sein, den Wettkampf mit anderen Pflanzen aufnehmen zu können. Er fand, daß besonders solche Pflanzen mit Mykorrhizen versehen sind, welche eine schwache Wasseraufnahme haben und deshalb davon bedroht würden, an Nährsalz Not zu leiden.

Percy Groom[4]) beobachtete den endophytischen Mykorrhizenpilz bei *Thismia* und kommt zu dem Schlusse, daß er einen Austausch von Nährstoffen mit der Wurzel bewirkt und namentlich die Erzeugung von

---

[1]) Frank 1885; Alfred Moeller 1908 und später.

[2]) P. E. Müller 1902, 1903.

[3]) Stahl 1900.

[4]) Percy Groom 1905.

Proteïnkörpern befördert. Der Pilz entzieht der Wurzel gewisse Stoffe und liefert dafür andere wieder; schließlich wird er selbst zu einem gewissen Teile verzehrt. An der ektotrophischen Form sind die Verhältnisse zwischen Pilz und Wurzel anders geartet[1]).

Einigermaßen ähnlich, namentlich mit der endotrophischen Mykorrhiza, scheint das Zusammenleben zu sein, das zwischen Leguminosen und Bakterien stattfindet. Daß gewisse frei in der Erde lebende Bakterien (z. B. *Clostridium Pasteurianum*, *Azotobacter chroococcum*) Stickstoff aus der Luft assimilieren können, ist sicher. Dasselbe muß auch mit denjenigen Bakterien der Fall sein, welche in den

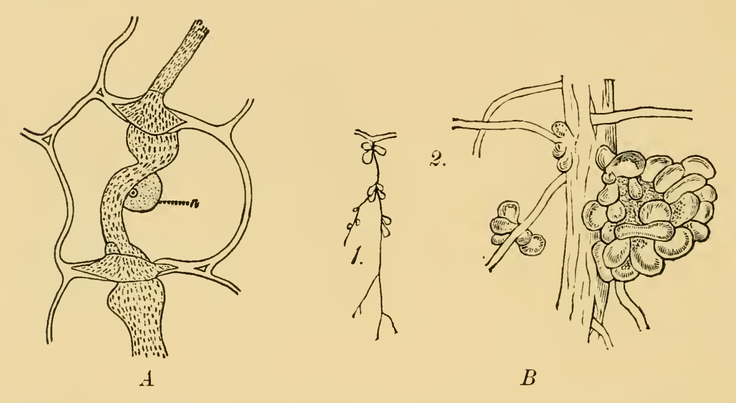


Fig. 149. Strangförmige Bakterienkolonie aus einem in Bildung begriffenen Knöllchen an der Wurzel der Erbse; ca. 650 : 1; *n* Zellkern. Das Cytoplasma ist in der Figur nicht wiedergegeben (nach Prazmowsky). — *B*. Wurzelknöllchen an Leguminosenwurzeln, *1*. Seitenwurzeln des roten Klees, *2*. Stück einer Wurzel der Saubohne, schwach vergrößert (nach E. Rostrup).

kleinen Wurzelknollen der Leguminosen zu finden sind. Sie sind von außen eingewandert und scheinen in der Pflanze stickstoffhaltige Nahrung aus der Luft zu assimilieren, schließlich zugrunde zu gehen, zu „Bakteroiden“ umgebildet zu werden und durch ihren Stickstoffgehalt den Leguminosen zur Nahrung zu dienen. Man nimmt an, daß die Bakterien von dem Zusammenleben einen Nutzen haben (sie erhalten wohl Kohlenstoffverbindungen von dem Wirte); anderseits würde es bemerkenswert sein, daß sie, wie die endotrophischen Pilze, in

[1]) Weiter haben über Mykorrhizen u. a. gearbeitet: Bernard 1910; Kamiensky 1881; P. E. Müller 1886, 1902, 1903; Frank 1887; Sorauer 1893; Percy Groom 1895; W. Magnus; Stahl; Mazé 1900; Weyland; Sorauer 1903—4 (dort Litteraturübersicht) und viele andere. Weitere Litteratur bei Neger, Biologie der Pflanzen.

die Wurzeln eindringen, wenn jenes nicht der Fall wäre[1]). Vergl. Fig. 149, 150.

Auch bei *Elaeagnaceae*, *Myrica* und *Ceanothus* finden sich ähnliche Wurzelknollen, die aber nicht durch Bakterien, sondern durch Hyphen eines Pilzes hervorgerufen werden. Auch für diese ist jetzt nachgewiesen worden, daß sie Stickstoff aus der Luft aufnehmen und speichern können.

Gehen wir einen Schritt weiter, so kommen wir zu Pflanzen (Algen), die in anderen Pflanzen Wohnung nehmen, ohne, soweit wir wissen, einen Gegendienst zu leisten. Sie leben nicht auf Kosten des Wirtes, nehmen vielleicht überhaupt nichts von ihm, aber wohnen gewissermaßen frei. Hierher ist wohl die Cyanophycee *(Anabaena)* zu

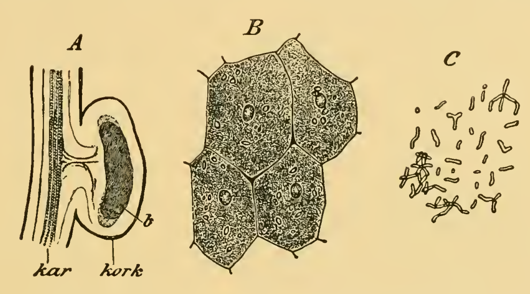


Fig. 150. *A*. Längsschnitt aus einem jüngeren Wurzelknöllchen der Lupine, schwach vergrößert; *kar* die Gefäßbündel der Wurzel; *kork* das Korkgewebe; *b* die mittlere Partie des Knöllchens (nach Tschirch). — *B*. Vier Zellen aus der mittleren Partie, ca. 250 : 1. Neben dem Zellkern und einigen Stärkekörnern erscheint der ganze Zellraum von Cytoplasma mit „Bakteroiden" ausgefüllt. — *C*. Bakteroiden, ca. 1100 : 1 (nach Frank).

stellen, die in besonderen Löchern auf der Unterseite der Blätter von *Azolla* lebt, in Löchern, die nur ihretwegen da zu sein scheinen, die sich bei allen vier *Azolla*-Arten konstant finden und nie frei von *Anabaena* sind. Die Alge kann ebenso gut frei, von *Azolla* getrennt, leben.

Ähnlich leben andere Algen endophytisch, d. h. in anderen Pflanzen: in *Sphagnum*-Blättern, in die *Nostoc* durch die Löcher der farblosen Zellen hineingerät, in gewissen Lebermoosen oder in anderen Algen, z. B. *Entoderma viride* in der Zellwand von *Derbesia Lamourouxii*. Vielleicht liegt aber in dem zuletzt genannten Falle Parasitismus vor.

---

[1]) Über die Knöllchen- und Stickstoffbakterien vergl. neuerdings K. Fuhrmann 1908; Bredemann 1908.



Fig. 151. Blatt von *Kibessia azurea* mit zahlreichen epiphyllen Flechten. (Nach Stahl.)

Teilweise muß dieses wohl auch mit den Cyanophyceen der Fall sein, die in die aufrechten, gabelzweigigen Wurzeln der *Cycadeae* eindringen und eine bestimmte Parenchymschicht anregen, auf eine besondere Art zu wachsen und ihnen Platz zu schaffen, und namentlich mit den Algen (*Nostoc*), die in die Stämme von *Gunnera* eindringen und die auch frei außerhalb der Wurzeln oder der Stämme leben können[1]). Unsere gegenwärtigen Kenntnisse lassen noch nicht zu, überall klar die Natur des Zusammenlebens zu deuten.

Epiphyten. Von den Endophyten, die in anderen Pflanzen nur Wohnung suchen, führt ein kleiner Schritt zu den epiphytisch, d. h. auf anderen Pflanzen ihr ganzes Leben zubringenden Arten, die aus den lebenden Teilen ihres Wirtes durchaus keine Nahrung nehmen, höchstens von dessen totem Gewebe leben.

Doch hat Fitting[2]) nachgewiesen, daß die auf Blättern lebenden („epiphyllen") Flechten auch teilweise Parasiten sind. Einige zerstören jedenfalls die Blätter dadurch, daß sie tief in das Blattgewebe eindringen. Andere, und zwar der größere Teil, dringen nur unter die Cuticula ein und verursachen so im allgemeinen

[1]) Jönsson 1894.
[2]) Fitting 1909.

nur geringen Schaden. Eine dritte Gruppe wächst über die Cuticula hinweg, indem sie sich auf deren Oberseite anheftet, und dies sind dann typische „Epiphyllen". Die epiphyllen Flechten finden sich vorzugsweise auf glatten Blättern (Fig. 151; Fig. 123).

Auch sonst ist es nicht immer zulässig zu sagen, daß Epiphyten nicht auf Kosten ihrer Wirtspflanze leben, denn Epiphyten können auf anderen Pflanzen in solcher Menge auftreten, daß man annehmen muß, daß sie ihnen durch ihre Masse schaden oder zu große Feuchtigkeit hervorrufen oder die Atmung vermindern, z. B. Flechten auf Bäumen[1]).

Das Band zwischen dem Epiphyten und der Art, worauf er sich niederläßt, ist in der Regel weniger innig als in den vorigen Fällen; die meisten Epiphyten können auf vielerlei Pflanzen wachsen, einige sogar außerdem auf Fels. Andere sind jedoch an bestimmte Arten gebunden, weil die Beschaffenheit der Rinde oder der Blattfläche für sie wichtig ist. Es gibt Epiphyten sowohl auf Wasser- als auf Landpflanzen. Mannigfaltige Algen leben auf anderen Algen oder auf Blütenpflanzen, und einige Algen nur auf ganz bestimmten Arten, z. B. *Elachista fucicola* auf *Fucus*, *E. scutulata* auf *Himanthalia lorea* usw.[2]).

Epiphyten auf Landpflanzen gedeihen am besten da, wo es reichlich Luftfeuchtigkeit und Niederschläge gibt. Hierauf hat schon Meyen[3]) aufmerksam gemacht, und Schimper hat den Gegenstand später in seinen Arbeiten über die Epiphyten[4]) näher behandelt. Trockene Klimate oder Klimate mit lange dauernden Trockenzeiten sind den Epiphyten nicht günstig.

In kalten und in gemäßigten Gegenden sind die Epiphyten meist Algen („aërophytische" Algen), Flechten und Moose, in warmen Ländern kommen außerdem eine Menge Farne und Blütenpflanzen aus mehreren Familien hinzu (*Orchidaceae*, *Araceae*, *Bromeliaceae*, *Piperaceae* usw.), und in den feuchten Tropenwäldern finden sich viele epiphylle, d. h. auf den mehrjährigen Blättern lebende Arten[5]). Vergl. Fig. 123, S. 241.

Eigentümlichkeiten des Standortes haben mehrere biologische Anpassungen, die zuerst Schimper bei den Blütenpflanzen aufgeklärt hat, zur Folge, deren wichtigste[6]) in den folgenden Seiten behandelt werden sollen:

Verbreitung. Die Samen und Sporen sind auf zweierlei Art eingerichtet, um verbreitet und auf der Unterlage befestigt zu werden.

---

[1]) Sorauer 1886; Lindau 1895.

[2]) Über die von Fritsch gewählte Bezeichnung „Konsortium" vergl. Fritsch 1906.

[3]) Meyen 1836.

[4]) Schimper 1884, 1888; vergl. auch Mez 1904.

[5]) Goebel 1889—92; Raciborski 1898; Mez 1904; G. Karsten 1894; Treub 1888; G. Jennings.

[6]) Außer den eben genannten Forschern vergl. noch Beccari.

Entweder werden sie durch den Wind verbreitet, dann sind sie so klein, staubfein und sehr leicht oder sie sind mit langen Haaren versehen, so daß sie leicht vom Winde auf Stämme und Zweige geführt werden können. Dort finden sie eine Spalte oder eine andere Vertiefung, worin sie sich festsetzen können. Andere Samen sind in fleischigen Früchten enthalten, die von den Vögeln gefressen und mit deren Exkrementen die Samen verbreitet und auf Zweigen festgeheftet werden (*Araceae*, *Bromeliaceae*, *Cactaceae*). Eine ganz ungewöhnliche Vermehrungsart hat die wurzellose *Tillandsia usneoides;* losgerissene Stücke ihrer langen, dünnen Sprosse wickeln sich leicht um die Zweige der Bäume (Fig. 152).

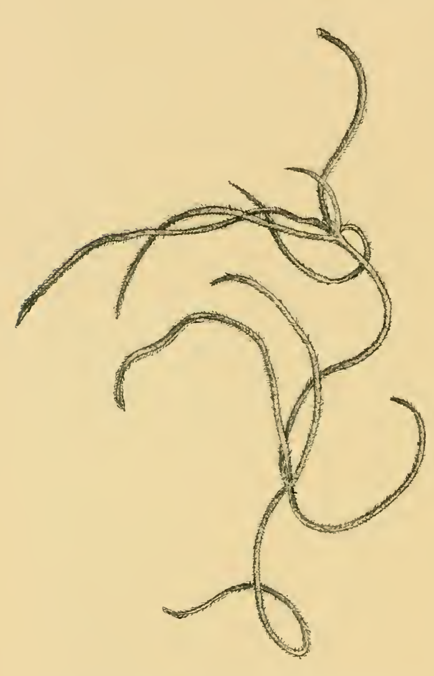


Fig. 152. Zweigstück der gänzlich wurzellosen *Tillandsia usneoides.* 1 : 1. (Nach Schimper.)

Die Festheftung der Epiphyten an die Pflanzenteile geschieht entweder durch Rhizoiden, die in die Spalten der Unterlage (die toten Rindenteile) etwas eindringen (Moose, Flechten usw.), oder durch Haftwurzeln, die reizbar sind und sich teilweise mit締haaren der Unterlage fest andrücken. Oft besteht eine Arbeitsteilung zwischen Haftwurzeln und Saugwurzeln (Fig. 158, 159); Fig. 153; Fig. 51; Fig. 52, S. 160; Fig. 70, S. 177; Fig. 86, S. 194.

Die Wasserversorgung ist für die Epiphyten eine schwierige Aufgabe, da das Regenwasser schnell abfließt. Sie entnehmen sicher das notwendige Wasser mehr dem Tau und Nebeln, als dem Regen. Viele sind eingerichtet, den passenden Augenblick zu ergreifen, und können im trockenen Zustande die Feuchtigkeit augenblicklich mit ihrer ganzen Oberfläche aufsaugen (Algen, Moose, Flechten und *Tillandsia usneoides*, die wie andere Bromeliaceen eigentümliche Saughaare hat)[1]). Auf S. 55, Fig. 28 bis 30 sind die charakteristischen Haare abgebildet, Fig. 30 zeigt eine solche in Tätigkeit.

[1]) Schimper 1884, 1888 a; Mez 1904 a.

Bei den Flechten ist es nach Sievers[1]) die Oberseite, welche vorzugsweise das Wasser aufnimmt. Außerdem kommt den Flechten eine starke Hyproskopizität zugute; er fand z. B., daß *Usnea barbata* 27,7 %, *Gyrophora hirsuta* 37,5 % und *Cladonia rangiferina* 50 % ihres Gewichtes an Wasser in Dampfform aufzunehmen vermögen. Hierbei muß aber vielleicht bemerkt werden, daß sich die Wasserdämpfe wohl in tropfflüssiger Form auf den Flechten niedergeschlagen haben.

Andere Epiphyten (*Orchidaceae*, *Araceae*) haben Luftwurzeln, die mit einer besonderen, zur Wasseraufnahme eingerichteten Wurzelhülle,



Fig. 153. *Sphagnum* epiphytisch an senkrechten Felsen der Sächsisch-Böhmischen Schweiz. (P. Graebner phot.)

Velamen, versehen sind (vergl. Fig. 27, S. 53). Wie schon oben bemerkt, dient die Hülle in trockenem, und weil lufterfüllten, weißem Zustande wahrscheinlich auch als Transpirationsschutz.

Noch andere, z. B. *Tillandsia bulbosa*, haben einen Blattbau, der die Wasseransammlung zwischen den Blättern begünstigt, Fig. 154, und wieder andere haben z. B. zweierlei Blätter, wovon einige dem Substrat ganz angedrückt sind, so daß sie zwischen sich und dem Stamme Wasser kapillar festhalten können, vielleicht auch aufnehmen können

[1]) Sievers 1909.

(Beisp. der Farn *Teratophyllum aculeatum* nach G. Karsten). Vergl. auch Fig. 126, S. 247.

Dem Austrocknen werden die Epiphyten leicht ausgesetzt sein. Hiergegen haben gewisse Arten (Algen, Flechten, Moose) keinen sicht-



Fig. 154. *Tillandsia bulbosa*, 1 : 1. (Nach Schimper.)

baren Schutz; sie können langes Eintrocknen aushalten, ohne zu leiden und erwachen beim ersten Regen oder Taufalle wieder zum Leben. Andere haben sich Wasserbehälter der verschiedensten Art eingerichtet: Wassergewebe in Blättern und Stengeln, welche daher succulent werden (Orchidaceen, Cacteen, Peperomien u. a.), Wasserzellen in den Blättern

(Orchidaceen u. a.), krugförmige oder anders geformte Höhlungen, Cisternen (epiphytische Lebermoose[1]), *Dischidia* [Taschenblätter, Fig. 155], Araceen u. a.).

Im übrigen sind die Epiphyten recht verschieden ausgebildet, je nachdem sie hoch oben in den Baumkronen sitzen oder ob sie tief

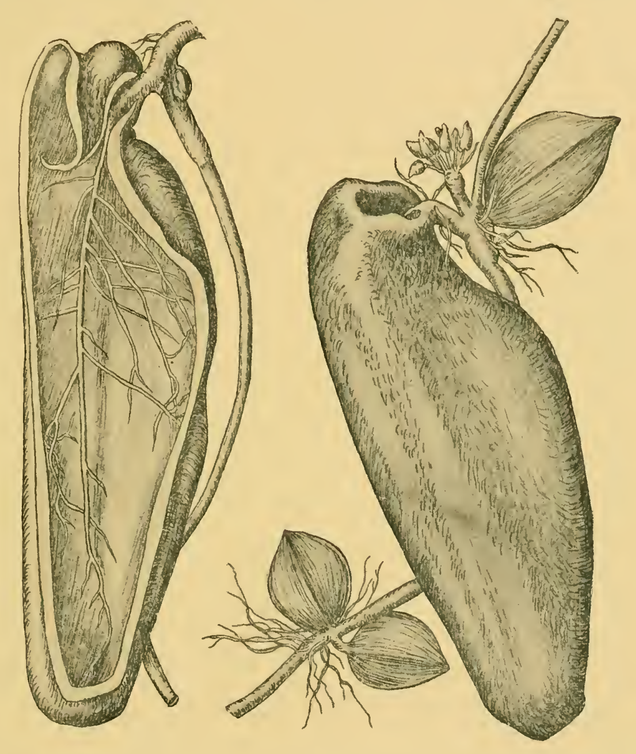


Fig. 155. *Dischidia Rafflesiana* mit normalen und Taschenblättern; links ein Taschenblatt geöffnet mit den darin befindlichen Wurzeln. (Nach Wettstein.)

unten im Schatten des Waldes leben. Die ersteren sind in weit höherem Grade der Sonne und dem Winde und dadurch der Verdunstung ausgesetzt; sie sind dann oft recht ausgesprochen xeromorph ausgebildet. Die letzteren befinden sich in weit größerer Luftfeuchtigkeit, und sind daher breitblättriger und mehr mesomorph ausgebildet.

[1]) Goebel 1889—93, 1898—1901.

Die Nahrung verschaffen sich die Epiphyten auf folgende Weise: den Kohlenstoff aus der Luft, da sie alle lichtliebende und immergrüne Pflanzen sind; einige sammeln außerdem zwischen ihren Wurzeln,



Fig. 156. Ficusbaum mit *Fagraea, Asplenum nidus* und anderen Epiphyten. Buitenzorg (Java). (Phot. Hjalmar Jensen.)

zwischen den Blättern ihrer Rosetten oder mit Hilfe besonderer Blätter (Nischenblätter, Mantelblätter), wie z. B. mehrere Farne (*Asplenum nidus*, Fig. 156, *Polypodium quercifolium*, *Platycerium alcicorne*)[1]), humose und mineralische Teile, welche namentlich vom Winde herbeigeführt werden. Andere Arten fangen als echte Epiphyten an, indem sie auf den Bäumen keimen und dort eine Zeit so ihres Lebens zubringen, dann aber Luftwurzeln entwickeln, welche frei abwärts wachsen und schließlich in die Erde eindringen, um dann als straffgespannte Seile die Pflanze mit der Erde zu verbinden und aus der Erde Nahrung und Wasser dem „Hemiepiphyten" zuzuführen. Man hat Wurzeln von solchen hemiepiphytischen *Ficus*-Arten beobachtet, welche mehr als 30 m lang waren.

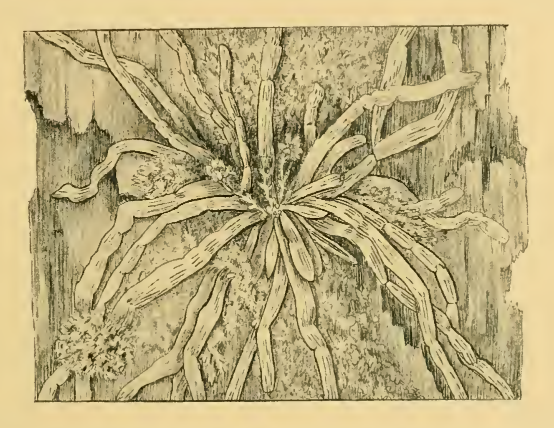


Fig. 157. *Taeniophyllum Zollingeri*, blühend, mit seinen grünen, Kohlensäure assimilierenden Wurzeln auf der Rinde eines Baumes. 1 : 1. (Nach Wiesner.)

Der Sproßbau und die ganze Ausstattung der Epiphyten sind sehr verschieden. Es gibt ganz wurzellose Arten (*Tillandsia usneoides*, Fig. 152) und es gibt Arten, deren Vegetationsorgane fast allein die grünen Wurzeln sind, z. B. *Polyrrhiza funalis; Aeranthus funalis; Taeniophyllum Zollingeri* Fig. 157 (Orchidaceen). Es gibt krautartige und verholzende Arten, sogar typische Sträucher; Rosettenpflanzen und gestrecktgliedrige kommen nebeneinander vor; Arten mit knollenförmigen Stengeln, die als Wasserspeicher dienen (Fig. 78), und solche mit succulenten blattlosen Stengeln (Cacteen) finden sich gleichfalls unter ihnen.

Die Epiphyten können in lichtliebende und schattenliebende eingeteilt werden. Die ersteren sind die an den höheren, dem Lichte

[1]) Goebel 1889—93.

exponierten Stellen lebenden, die anderen wachsen im Innern dichter Gehölze, im Schutze einer feuchten Atmosphäre und einer schwachen Beleuchtung (Gaßner 1913).

Die lichtliebenden Epiphyten haben mit den auf dem Boden wachsenden Xerophyten meist viele Bauverhältnisse gemeinsam, denn sie müssen wie diese daran angepaßt sein, lange dauernde Trockenheit auszuhalten; sie sind eigentlich eine Gruppe von xerophytischen Bodenpflanzen. Hiernach versteht man leicht, weshalb gewisse Arten sowohl auf Bäumen als auf Felsen leben können (z. B. Bromeliaceen, *Rhipsalis cassytha* und andere Cacteen). Die Epiphyten dürften im allgemeinen aus Bodenpflanzen hervorgegangen sein, dadurch daß solche gelegentlich auf anderen Pflanzen, und zwar wohl immer Holzpflanzen, keimten. Wir

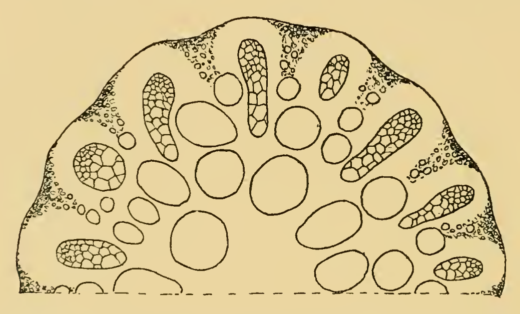


Fig. 158. Querschnitt des zentralen Teiles einer Nährwurzel von *Anthurium* (aus Dominica), dick, mit stark entwickelten Gefäßbündeln. (Nach Schimper.)

finden z. B. hier in Nordeuropa eine Menge Arten gewöhnlicher Bodenpflanzen, welche als Gelegenheitsepiphyten in Baumkronen und auf Baumstämmen wachsend gefunden werden (Überpflanzen[2]), die sich aber noch nicht an ein epiphytisches Leben angepaßt haben).

Man wird danach die Epiphyten mit Schimper[1]) in folgende Gruppen einteilen können:

1. Fakultative Epiphyten, dies sind die zuletzt besprochenen, gelegentlich auf anderen Pflanzen wachsenden Überpflanzen.

2. Hemiepiphyten, d. h. solche Arten, welche sowohl durch Haftwurzeln auf anderen Pflanzen befestigt sind, als auch lange Nährwurzeln in die Erde hinabsenden.

3. Nestepiphyten, welche sowohl Haft- als Nährwurzeln haben, aber diese letzteren wachsen mehr oder weniger aufrecht und da sie sehr zahlreich sind, sammeln sie Humus zwischen sich auf (Fig. 158, 159).

---

[1]) Loew 1893; R. Beyer 1895; Stäger 1908; Wittrock 1894.

[2]) Schimper 1884, 1888, 1898.

4. Aërophyten nennt er diejenigen, welche nur Haftwurzeln haben; die Nahrung muß von und zwischen den Blättern gesammelt werden. Hierher gehören viele Araceen, z. B. *Tillandsia bulbosa*, zwischen deren Blattscheiden[1]) nicht nur Wasser, sondern auch Humus und stickstoffhaltige Nahrung aus den Exkrementen und den Leichen der dort lebenden Ameisen aufgesammelt werden[2]), Fig. 154.

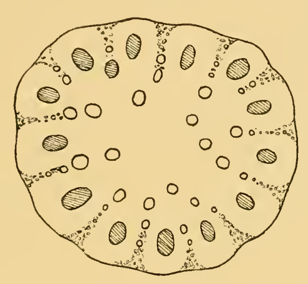


Fig. 159. Querschnitt des zentralen Teiles einer Haftwurzel von *Anthurium* (aus Dominica), dünn, mit schwach entwickelten aber mechanisch festen Gefäßbündeln. (Nach Schimper.)

Saprophyten (Verwesungspflanzen). Bei vielen Epiphyten müssen wir annehmen, daß sie aus den toten Pflanzenteilen (der Rinde), auf denen sie wachsen, Nahrung aufnehmen; sie nähren sich also von toten organischen Stoffen, d. h. saprophytisch.

Größere Mengen von Saprophyten und ausgeprägtere Formen solcher trifft man jedoch nur auf dem Erdboden, besonders in Wäldern, wo Abfall aller Art (verwelkte Blätter, Zweige, Blüten und Früchte) Jahr für Jahr angehäuft werden und reichlichen Humus bilden. Die Saprophyten sind also auch an andere Pflanzen gebunden, aber das Band ist anders geartet als bei den Schmarotzern; es ist der Abfall, der Überfluß selbständiger Pflanzen, den sie für sich benutzen. Einige Saprophyten wählen eine bestimmte Art Abfall, sind also an bestimmte Pflanzenarten gebunden; andere sind freier gestellt. *Clavaria abietina*, *Lactarius deliciosus* und andere Pilze trifft man nur in Nadelwäldern, andere wählen Laubwälder und wieder andere wachsen nur auf Dünger (von Pilzen z. B. *Poronia*, *Coprinus*, *Pilobolus*, *Sordaria;* von Moosen *Splachnum*); Fig. 160.

---

[1]) Vergl. Karsten 1894.

[2]) Über Epiphyten vergl. übrigens Schimper 1884, 1888, 1898; Treub 1888; Goebel 1888, in Ann. Jard. Buitenzorg, VII, 1889—92, 1898—1901; Went 1893; G. Karsten 1894; Raciborski 1898; Mez 1904 a; Rechinger 1908; Gallemarts 1909; Wittrock 1894; Willis and Burkill 1904; Ule 1904; Cockayne 1901; Massart 1898; Gaßner 1913; Domin 1913.

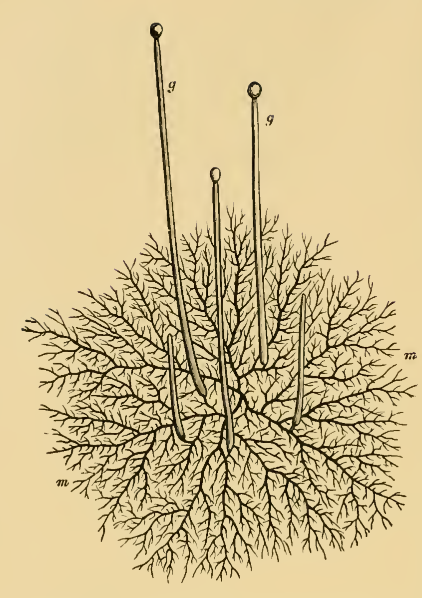


Fig. 160. *Phycomyces nitens* als typischer Saprophyt; *m* das Mycel auf oder in der organischen Substanz ausgebreitet; *g* Sporangienträger. (Nach Sachs.)



Fig. 161. Junge Pflanze von *Monotropa hypopitys* als typischer Saprophyt. (Nach Schimper.)

Die Saprophyten sind sowohl Sporen- als Blütenpflanzen und stehen auf einer sehr verschiedenen Stufe der Anpassung an die saprophytische Lebensweise, wie schon oben angedeutet wurde. Jeder milde Humus wimmelt von Pilzmycelien und Bakterien. Blütenpflanzen, die an das saprophytische Leben am stärksten angepaßt sind (Ganz- oder Holosaprophyten), zeichnen sich durch folgende Eigenschaften aus: sie haben kein (oder doch nur wenig) Chlorophyll, sind daher gelblich, rötlich oder bräunlich; ihre Laubblätter sind zu aufwärts gerichteten, mehr oder weniger angedrückten Schuppen reduziert; Spaltöffnungen fehlen meist; auch die Gefäßbündel sind reduziert; ebenso mehr oder weniger auch das Wurzelsystem; die Wurzeln sind kurz, dick und wenig verzweigt, und die vieler sind Mykorrhizen. Beispiele: *Neottia*, *Coralliorrhiza*, *Epipogon*, *Pogonopsis* und and. Orchidaceen; *Monotropa* (Fig. 161); *Sarcodes* (Pirolaceen); *Voyria* (Gentianacee); *Burmanniaceae; Triuridaceae* [1]).

Die grünen Saprophyten (Halb- oder Hemisaprophyten) haben das Äußere und den Bau der gewöhnlichen, Kohlensäure assimilierenden Pflanzen. Sie bedürfen in äußerst verschiedenem Grade der organischen Nahrung, und während einige außerhalb eines humusreichen Bodens, z. B. eines Waldbodens, gar nicht

[1]) Vergl. Johow 1885, 1889; Percy Groom 1885 a, b; Bernard 1910.

gedeihen können, sind andere vermutlich als fakultative Saprophyten anzusehen (viele Orchidaceen, *Pirola*-Arten usw.)[1]).

Lianen (vergl. auch unter Lebensformen S. 158)[2]). Während das Bedürfnis nach kohlenstoffhaltiger Nahrung das Band ist, das die Saprophyten an andere Pflanzen knüpft, werden die Lianen mit anderen Pflanzen durch das Bedürfnis nach einer Stütze für den schwachen Stengel verbunden. Der Ausdruck Liane wird hier im weitesten Sinne gebraucht und umfaßt sowohl die windenden Pflanzen, als die verschiedenen Formen der Kletterpflanzen. Die Lianen sind echte Kinder des Vereinslebens der Pflanzen, namentlich von Wald und Gebüsch; das Dunkel der dichten Vegetation hat sie ursprünglich dazu gebracht, sich emporzustrecken, lange Stengelglieder zu bilden und sich im Laufe der Zeit auf verschiedene Weise anzupassen, um sich festzuhalten, sowie um im inneren Bau Aufgaben der Stoffwanderung und andere neue Aufgaben zu lösen, die die langen und dünnen Stengel stellen[3]) (Fig. 48, S. 157).

Die Lianenform ist gerade durch das Vereinsleben hervorgerufen worden, aber die Lianen sind im übrigen insoweit von anderen Pflanzen unabhängig, als tote Stützen in gewissen Fällen ebenso gut wie lebende dienen können. Die Lianen gehören besonders gewissen Familien an: *Vitaceae*, *Asclepiadaceae*, *Apocynaceae*, *Bignoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Papilionaceae*, *Sapindaceae*, *Dioscoreaceae* und anderen.

Sehr viele Lianen haben eine sehr charakteristische Blattform: Das Blatt ist lang gestielt, breit und oft mehr oder weniger herzförmig; die Spitze ist abwärts gerichtet, bisweilen fast als Träufelspitze ausgebildet (S. 163, Fig. 57).

36. Kap. **Der Kommensalismus. Die Pflanzenvereine**

Im vorigen Kapitel wurden die verschiedenen Bande behandelt, die die Pflanzen miteinander verbinden können, zunächst ein Individuum mit einem anderen: den Schmarotzer mit dem Wirte, den Herrn mit dem Sklaven (Helotismus der Flechten); ferner wurden die Mutualisten, die Epiphyten, dann die Arten, die sich an ganze Pflanzenvereine anschließen, besprochen. Wir haben nun noch die großen, sehr zusammengesetzten Pflanzenvereine zu betrachten, die der eigentliche Gegenstand der ökologischen Pflanzengeographie (der „Synoekologie") sind.

---

[1]) Vergl. Heinricher 1896, 1897, 1901—3; Wettstein 1902.

[2]) Aus der neuesten Litteratur vergl. Rothert 1913.

[3]) Näheres bei Darwin 1875; Schenck 1892, 1893 und Warming 1892, Schimper 1898.

Der Begriff Verein setzt eine Mannigfaltigkeit, aber zugleich eine gewisse Einheit von Einern voraus. Die Einer sind die vielen Pflanzenindividuen, die sich in jedem Vereine finden, z. B. in einem Buchenwalde, auf einer Wiese, auf einer Heide. Die Einheit tritt dadurch ein, daß eine gewisse, bestimmte Ökonomie dem Vereine im großen und ganzen sein Gepräge gibt, oder daß eine gewisse Menge verschiedener ökologischer Lebensformen zu einer Einheit mit einem gewissen, konstanten Gepräge vereinigt wird, wenn gewisse der im ersten Abschnitte behandelten atmosphärischen, terrestrischen u. a. Faktoren zusammenwirken.

Die Analyse eines Pflanzenvereins wird uns meist eine oder mehrere der vorhin besprochenen Formen des Zusammenlebens zwischen Individuen, z. B. Parasiten, Saprophyten, Epiphyten usw. bemerken lassen. Es gibt kaum einen Wald oder ein Gebüsch, wo Beispiele dieser Formen des Zusammenlebens fehlen, und betrachten wir z. B. den tropischen Regenwald, so werden wir sicher alle denkbaren Formen des Zusammenlebens finden. Aber die Hauptmasse der Individuen eines Vereines wird durch andere Bande als die erwähnten verknüpft: durch Bande, die am besten als kommensalistische bezeichnet werden können. Unter dem von van Beneden[1]) gebildeten Begriffe Kommensalismus verstehen wir hier, von dem Sinne des Autors etwas abweichend, ein Verhältnis zwischen Arten, die den Nahrungsvorrat in Luft und Boden miteinander teilen, an demselben Tische speisen; „le commensal est simplement un compagnon de table“ (van Beneden).

Es gibt aber bei näherer Analyse der Pflanzenvereine offenbar recht große Unterschiede in den Kommensalen. Man wird folgende Verhältnisse finden:

1. Gleichartige Kommensalen. Wenn ein Pflanzenverein allein von Individuen derselben Art, z. B. von Rotbuchenbäumen und nichts anderem, oder nur vom Heidekraute, oder nur von *Aera flexuosa*, gebildet werden könnte, so würden wir nur gleichartige Kommensalen haben; denn alle Individuen in jedem von diesen Vereinen würden dann alle dieselben Anforderungen an Nahrung, Licht und andere Lebensbedingungen stellen; da jedes Individuum einen gewissen Raum sowohl für seine oberirdischen als unterirdischen Organe verlangt und da fast nie für alle Nachkommen Nahrung genug vorhanden ist, muß ein Nahrungswettbewerb zwischen den Pflanzen entstehen, sobald der Raum von der bestimmten Anzahl von Individuen eingenommen ist, die je nach der Natur der Art sich zu entwickeln vermag. Die ungünstig gestellten und von Anfang an schwächeren Individuen werden verdrängt und getötet. Ein nur aus gleichartigen herrschenden Kommensalen zusammen-

[1]) Van Beneden 1869—70.

gesetzter Pflanzenverein ist unser Kunstwald (Forst), der nur aus einer Art gebildet wird, dessen Individuen noch dazu gleichaltrig und fast gleich stark sind (vergl. später). Einen solchen Wettbewerb trifft man in allen Vereinen, vielleicht nur nicht in den subglacialen und den Wüstenvereinen; denn in diesen wird der Boden sehr oft oder immer so offen und so ungleichmäßig bedeckt sein, daß dort für viel mehr Induviduen als die schon vorhandenen Platz ist; der Grund ist offenbar darin zu suchen, daß die ungünstigen klimatischen Lebensbedingungen entweder die Pflanzen verhindern, Samen oder andere Vermehrungsmittel in hinreichender Menge zu bilden, um den Boden zu bekleiden oder die Entwicklung der Keimpflanzen verhindern. Auf einem solchen Boden ist kaum von einem Nahrungswettbewerb die Rede; Kämpfe finden hier besonders zwischen den Pflanzen und der leblosen Natur statt, zwischen den Pflanzen untereinander nicht oder in sehr geringem Grade.

Daß in dem Zusammenschluß von Individuen derselben Art zu einem sagen wir „reinen“ Vereine etwas für die Art im ganzen Vorteilhaftes liegen kann, ist einleuchtend; sie wird offenbar auf mehrfache Weise imstande sein, ihr Dasein zu erhalten, z. B. durch die vermehrte Möglichkeit einer reichlichen und sicheren Bestäubung (namentlich bei Anemophilen) und Samenreife, und wahrscheinlich können andere, noch wenig bekannte Vorteile aus dem Vereinsleben hervorgehen. Aber anderseits werden die Parasiten größere Verheerungen und Zerstörungen anrichten können.

Die Bande, die gleichartige Individuen auf demselben gleichartigen Standorte verbinden, sind, wie angeführt, natürlich zunächst dieselben Lebensanforderungen, die gerade auf diesem Standorte und zwar so gut befriedigt werden, daß die Art dessen Besitz gegen andere behaupten kann. Die natürlichen reinen Bestände von Waldbäumen sind immer das Ergebnis von Kämpfen mit anderen Arten. Aber es besteht ein Unterschied in der Leichtigkeit, womit der Verein entsteht und sich ergänzt. Einige Arten sind mehr gesellig (social) als andere, d. h. tauglicher, Vereine zu bilden. Die Gründe hierfür sind biologische, indem sich die Arten sehr leicht durch Ausläufer vermehren (z. B. *Phragmites*, *Scirpus lacustris*, *Calamagrostis* [*Ammophila*] *arenaria*, *Tussilago farfara*, *Asperula odorata*), oder daß sie viel Wurzelknospen bilden (z. B. *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*), oder auch viele Samen ansetzen, die leicht verbreitet werden und vielleicht auch lange keimfähig bleiben (*Calluna*, *Picea excelsa*, *Pinus* u. a.), oder schließlich kommt auch die Fähigkeit der Arten, Schatten zu ertragen oder selbst andere Arten durch ihren Schatten zu unterdrücken (z. B. Rotbuche, Fichte; S. 19) in Betracht. Eine Anzahl geselliger Arten, die zugleich sehr weit verbreitet sind, vermehrt sich fast nur vegetativ; diese erzeugen selten oder nie Früchte (*Pteridium*, *Acorus calamus* in Europa, *Hypnum Schreberi*,

Helodea Canadensis in Europa usw.)[1]. Andere Arten stehen fast immer einzeln, z. B. viele Orchidaceen und Umbelliferen.

Bei manchen Arten haben gewiß erdgeschichtliche Verhältnisse das Auftreten in reinen Beständen befördert. Wenn die Waldvegetation in Nordeuropa von wenigen Arten gebildet wird und hier nicht von solchen gemischten Wäldern die Rede ist, wie in den Tropen, in Nordamerika oder selbst in Österreich und anderen südlicheren Teilen von Europa, so könnte ein wesentlicher Grund sein, daß der Boden geologisch sehr jung ist; die Zeit, die verflossen ist, seit die Eiszeit tabula rasa gemacht hat, ist zu kurz, als daß viele mitbewerbende Arten haben einwandern können[2].

2. Ungleichartige Kommensalen. Den Fall, daß ein Verein von Individuen derselben Art gebildet werde, trifft man, streng genommen, kaum irgendwo an; wohl aber können die vorherrschenden Individuen eines Vereines, z. B. in einem Walde, zu einer Art gehören (Buchenwald, Fichtenwald, *Calluna*-Heide u. a.). Im allgemeinen wachsen jedoch viele Arten zusammen, es finden sich viele verschiedene Lebensformen und Formen des Zusammenlebens in einem Vereine vereinigt. Denn selbst wenn eine Art den Platz so vollständig ausgefüllt hat, als es die Natur des Bodens zuläßt, werden andere Arten doch Raum finden und zwischen ihren Individuen wachsen können; ja, soll der Boden ganz bedeckt werden, so muß die Vegetation sicher immer ungleichartig sein; der Landwirt sät daher Samenmischungen auf seine Wiesen. Die größte Mannigfaltigkeit in der Vegetation entsteht dort, wo die größte Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen vorkommt (Darwin).

Die Art des Zusammenlebens wird indessen davon abhängen, welche Forderungen die Arten an die Lebensbedingungen stellen. Wie in den Menschenvereinen ist hier der Kampf zwischen den Gleichartigen am heftigsten, in diesem Fall also zwischen den Arten, die dieselben oder ungefähr dieselben Forderungen stellen und an dem gemeinsamen Tische dieselben Gerichte suchen. Wenn wir in dem tropischen gemischten Walde Hunderte von Arten in einem so bunten Gemische zusammen wachsen sehen, daß das Auge selten zwei Exemplare derselben Art gleichzeitig entdecken kann[3], so müssen diese Arten sicher ziemlich übereinstimmende Lebensforderungen stellen und insoweit gleichartig sein. Ein starker Nahrungswettbewerb muß zwischen ihnen herrschen. Wenn gewisse Arten, was den Floristen wohl bekannt ist, gern in Gesellschaft voneinander wachsen, wenn man z. B. gewöhnlich *Pilularia*,

---

[1]) Vergl. Graebner 1909, 1910.
[2]) Warming 1892, 1899 b.
[3]) Warming 1892.

Isoëtes, *Lobelia Dortmannia* und *Litorella lacustris* zusammen findet, so sind die gemeinsamen Forderungen an die äußeren Lebensbedingungen offenbar das Band, das sie verbindet. Zwischen solchen Arten muß ein Nahrungswettbewerb stattfinden. Welche Art mit der größten Anzahl von Exemplaren auftritt, wird gewiß oft von zufälligen Verhältnissen abhängen, ein kleines Mehr oder Weniger wird sicher oft eine große Rolle spielen, ebenso oft die Zufälligkeit, welche Art sich zuerst anfand; aber im übrigen scheint es, daß morphologische und biologische Verhältnisse (z. B. Entwicklung zu verschiedener Zeit) die Natur des Wettbewerbes ändern können.

In jedem Vereine gibt es jedoch mannigfaltige Arten, die in den Anforderungen an Licht, Wärme, Nahrung usw. höchst verschieden sind. Zwischen solchen Arten wird das Zusammenleben desto freier von Wettbewerb sein, je verschiedener die Anforderungen sind; es läßt sich sogar der Fall denken, daß die eine Art gerade das braucht, was die andere verschmäht; die beiden Arten ergänzen dann einander zur Ausfüllung und zur Benutzung desselben Bodens.

Vielfach sehen wir auch, daß Arten einander Hilfe leisten, wenn z. B. viele Kräuter durch Dorngebüsch gegen die Angriffe des weidenden Viehes geschützt werden, oder wenn die Moosdecke des Fichtenwaldes den Boden gegen Austrocknung schützt und dadurch ein geeignetes Keimbett für die Fichtensamen bereitet; auf der anderen Seite zieht das Moos selbst von dem Schatten der Fichte Nutzen.

In der Regel werden gewiß einige Arten die mächtigsten sein, die Fürsten, die imstande sind, das Gebiet vollständig zu beherrschen, während andere von ihnen abhängen, indem sie z. B. nur in ihrem Schatten oder auf ihrem Abfalle die ihnen am meisten zusagenden Standorte finden. So ist offenbar das Verhältnis zwischen den Bäumen des Hochwaldes und vielen Pflanzen des Waldbodens: Moosen, Pilzen und anderen Saprophyten (S. 297), Farnen, *Oxalis acetosella* und anderen Begleitpflanzen verschiedener Waldbäume[1]). Hier ist dann ein Kommensalismus vorhanden, bei dem die Individuen zwar an demselben Tische, aber von verschiedenen Gerichten speisen.

Anpassungen kommen vor, welche das Zusammenleben der verschiedenen Arten erleichtern, und zwar räumliche sowohl wie zeitliche. Zu den räumlichen Anpassungen gehört z. B., daß die unterirdischen Organe in verschiedener Tiefe liegen, daß die Nahrungsforderungen verschieden sind, daß die Luftsprosse verschiedenen Lebensformen angehören und auch in verschiedenen Stockwerken sich befinden usw.

Es ist, wie schon früher berührt, von Wichtigkeit für jede Art, daß sie eine bestimmte Tiefe für ihre unterirdischen Organe hat; wir

---

[1]) P. E. Müller 1887; Höck 1892—96.

sehen deshalb auch, daß die Geophyten dieses auf verschiedene Weise anstreben und erreichen. Schon längst hat Royer[1]) von der „loi de niveau“ gesprochen und viele Untersuchungen liegen vor, welche die Art und Weise illustrieren, auf welche die Sprosse ihre bestimmte unterirdische Tiefenlage aufsuchen[2]). Namentlich geschieht dieses durch Zusammenziehen der Wurzeln und Einsenkung der Achse in die Erde, durch positiv geotropische resp. negativ heliotropische Bewegungen der Sprosse oder durch andere physiologisch interessante, offenbar oft recht verwickelte Erscheinungen.

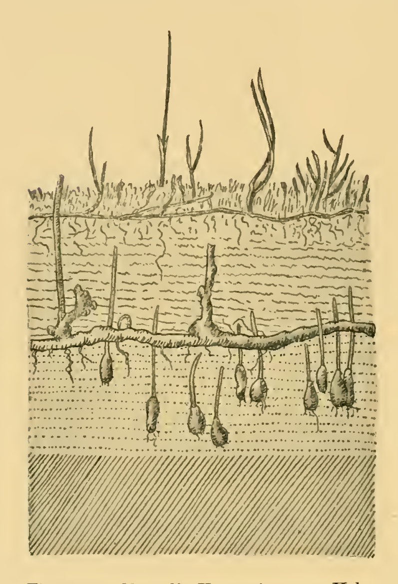


Fig. 162. Oben die Vegetation von *Holcus mollis*, tiefer die Grundachsen von *Pteridium aquilinum*, am tiefsten die Zwiebeln von *Scilla festalis*. (Nach Woodhead.)

Woodhead[3]) hat den Ausdruck „Komplementär-Assoziation“ vorgeschlagen für eine Pflanzengemeinschaft, welche friedlich zusammen lebt, weil ihre Grundachsen in verschiedenen Bodentiefen leben; z. B. beschreibt er eine „Assoziation“, in der *Holcus mollis* die Oberflächenpflanze („surface plant“) ist, *Pteridium aquilinum* tiefer liegende Grundachsen hat und *Scilla festalis* ihre Zwiebeln am tiefsten entwickelt (Fig. 162). Die lichtliebenden Teile dieser Pflanzen sind säsonkomplementär („seasonable complementary“). Das Entgegengesetzte wäre eine „kompetitive Assoziation“, die zusammengesetzt ist aus Arten, die sich gegenseitig bekämpfen, also zur selben Zeit denselben Raum für sich in Anspruch nehmen.

Die Einteilung und Benennung der Pflanzenvereine wird später besprochen werden.

Zeitliche Anpassungen sind z. B. wenn die Luftsprosse sich zu verschiedener Zeit entwickeln, oder wenn die Nahrungsaufnahme zu

---

[1]) Royer 1870.

[2]) Vergl. Tittmann, Irmisch, Winkler, C. Schimper, Haberlandt, Hildebrand, Rimbach, Seignette, Raunkiär 1905, 1907, Massart 1903, Sherff (Botan. Gazette LIII, 1912); P. E. Müller 1894; Graebner 1902, 1909 a; Woodhead 1906 u. a.

[3]) Woodhead 1906, S. 345; vergl. auch Massart u. Sherff.

verschiedenen Jahreszeiten erfolgt, was nach Ramann[1]) bei unseren Waldbäumen der Fall sein soll. Viele Frühlingspflanzen (*Galanthus nivalis*, *Corydallis solida*, *C. cava* u. v. a.) sind bereits abgestorben, wenn die Sommerpflanzen sich erst recht zu entwickeln beginnen.

Je besser der Raum und die Zeit verteilt werden kann, desto besser ist es für das Zusammenleben, desto artenreicher und ausgeprägter kann der Verein werden. Es werden sich für die Zukunft unzweifelhaft eine Menge von interessanten Untersuchungen ergeben, die sich zur Aufgabe machen, die gegenseitigen Verhältnisse zwischen den verschiedenen Arten der Vereine zu studieren.

Zwischen den Pflanzenvereinen, den Staaten der Menschen und den Tiervereinen gibt es gewisse Ähnlichkeiten, z. B. den Nahrungswettbewerb, der beiderseits zwischen den gleichartigen Individuen stattfindet und die Unterdrückung oder den Untergang der schwächeren verursacht. Weit größer sind jedoch die Unterschiede. Die Pflanzenvereine stellen die niedrigste Vereinsform dar, zunächst nur eine Anhäufung von Einern, zwischen denen es kein Zusammenwirken zum gemeinsamen Vorteile, eher einen beständigen Kampf aller gegen alle gibt. Nur im uneigentlichen Sinne kann man sagen, daß gewisse Individuen einander beschützen, wenn z. B. die äußersten und am meisten ausgesetzten Individuen in den Kap. 5 erwähnten Gestrüppen als Schutz gegen den Wind für die anderen dienen, die dadurch höher und stattlicher werden; denn sie besorgen diesen Schutz nicht aus besonderem Antriebe, wofür wir in den Tiervereinen Beispiele finden, und sind in keiner Weise besonders angepaßt, als Wache gegen gemeinsame Feinde aufzutreten. In den Pflanzenvereinen herrscht nur die Selbstsucht. Sie haben auch keine höheren Einheiten oder Individualitäten in dem Sinne, wie z. B. die Menschenvereine, die eine innere Organisation mit einem Mittelpunkt und einer Reihe Mitglieder haben, welche in gegenseitiger, gesetzmäßig geregelter Wechselwirkung jedes für das Wohl des Ganzen arbeiten. Es gibt in den Pflanzenvereinen ganz gewiß oft (oder immer) eine gewisse natürliche Abhängigkeit und eine gegenseitige Rücksicht der vielen Glieder eines Vereins von und aufeinander; sie bilden bestimmt organisierte Einheiten höherer Ordnung[2]); aber es gibt keine solche Arbeitsteilung, wie in den Menschen- und in gewissen Tiervereinen, daß gewisse Individuen oder Individuengruppen als Organe im weiteren Sinne zum Vorteile des ganzen Vereines dienen.

---

[1]) Ramann 1911.

[2]) Vergl. z. B. Grevillius 1894.

37. Kap. Der Standort als Basis für die Klassifikation der Vereine (Pflanzengesellschaften)

Schon in der Einleitung (S. 2) wurden die durch eine bestimmte Physiognomie, einen bestimmten Inhalt an Lebensformen und eine bestimmte Ökonomie gekennzeichneten Pflanzenvereine behandelt, die eine Folge davon sind, daß sich die Arten, welche an die Beschaffenheit der Standorte ungefähr dieselben Anforderungen stellen oder aus anderen Gründen aneinander geknüpft sind, auf natürliche Weise zu einer Art Einheit zusammenschließen. Es existiert nun aber in der Natur eine ganz ungeheure, unübersehbare Menge von Pflanzenvereinen, und um einigermaßen eine Übersicht über sie zu gewinnen, müssen wir versuchen, sie in Gruppen zu verteilen, ganz wie wir die systematischen Sippen in ein natürliches System zu fügen bestrebt sind.

In der Ökologie unterscheiden wir drei Haupteinheiten, deren Abstufung jetzt fast allgemein anerkannt ist, in absteigender Ordnung: Standort, Formation und Assoziation. In den Berichten und Vorschlägen zu einer Phytogeographischen Nomenklatur, welche Flahault und Schröter[1]) im Auftrage des 2. Internationalen Botaniker-Kongresses in Wien 1905 ausgearbeitet hatten und dem 3. Kongreß 1910 in Brüssel vorgelegt haben, werden diese Einheiten folgendermaßen bestimmt:

Unter Standort (station, habitat) versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen.

Eine Assoziation (= Bestandestypus) ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortsbedingungen und einheitlicher Physiognomie. Sie ist die grundlegende Einheit der Synökologie.

Eine Vegetations-Formation ist der gegenwärtige Ausdruck bestimmter Lebensbedingungen. Sie besteht aus Assoziationen, welche in ihrer floristischen Zusammensetzung verschieden sind, aber in erster Linie in den Standortsbedingungen, in zweiter in ihren Lebensformen übereinstimmen[2]).

Die beiden ersten Definitionen sind einstimmig von den Komité-Mitgliedern angenommen worden, die letzte mit 8 Stimmen von 11. Man muß wünschen, daß diese Begriffsbestimmungen, welche im ganzen mit dem 1909 von Warming in Oecology of plants gegebenen übereinstimmen, und welche auch diesem Buche zugrunde gelegt werden, auch von den

---

[1]) Flahault und Schröter 1910.

[2]) Siehe auch die Einleitung.

wenigen angenommen werden möchten, welche ihnen noch nicht zugestimmt haben.

Der Standort wird also die Grundlage für die Gruppierung der Pflanzengesellschaften sein, umfaßt also alle die an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden klimatischen, edaphischen und anderen (biotischen) Faktoren, welche im 1. Abschnitte erwähnt worden sind.

Diese Faktoren sind in der Natur selbstredend in der verschiedensten Weise kombiniert, daher die ungeheure und unübersehbare Menge solcher Kombinationen, welche obendrein vielfach durch die unmerklichsten Übergänge miteinander verbunden sind. Die erste Aufgabe der ökologischen Pflanzengeographie wird die sein, sie in natürliche Gruppen übersichtlich zusammen zu stellen. Es ist noch nicht möglich, dies mit Sicherheit zu tun, denn es stellen sich verschiedene große und vorläufig nicht zu beseitigende Schwierigkeiten dabei heraus.

Eine erste Schwierigkeit ist, daß die ökologischen Faktoren der einzelnen Lokalitäten und Formationen so ungenau bekannt sind. Die meisten Aufschlüsse, die man in der Litteratur findet, sind höchst unvollkommen und unvollständig. Im allgemeinen drehen sie sich nur um die Flora der Lokalität, höchstens ihre landschaftliche Physiognomie und um die am meisten hervortretenden Lebensformen. Man findet dicke pflanzengeographische Werke, in denen hauptsächlich nur Pflanzenlisten angeführt werden, wo aber keine oder doch nur äußerst unbefriedigende, oberflächliche und zerstreute Aufschlüsse über Klima, Wassergehalt des Bodens, Humus, Anpassungen der Lebensformen usw. zu finden sind. In neuester Zeit haben aber doch verschiedene Forscher angefangen, die ökologischen Faktoren der Lokalitäten durch physiologische Messungen und Wägungen wissenschaftlich exakt zu studieren; besonders in England und Nordamerika ist dieses der Fall (Clements, Cowles, G. D. Fuller, Crampton, Livingston, Dachnowsky, Tansley, Moss, Yapp u. a.), aber auch aus anderen Ländern kommen wertvolle Beiträge (z. B. P. E. Müller, Hesselman, Graebner, Ramann). Nach dem Druck des ersten Abschnittes ist das Werk von Glinka erschienen.

Dazu kommt noch die Errichtung von ökologischen Versuchsstationen, wie das Carnegie-Laboratorium in Arizona, Massarts Versuchsflächen in Belgien usw.

Der Grund für diesen Zustand ist hauptsächlich darin zu suchen, daß die Ökologie eine so junge Wissenschaft ist, und daß nur wenige Botaniker die nötige Vorbildung für diese schwierigen und vor allem vielseitigen Studien haben. Es kommt dazu, daß die Untersuchungen viel Zeit fordern, so daß es namentlich für Reisende, die schnell ein Land durcheilen müssen, ohne längere Zeit an jeder wichtigen Lokalität verweilen zu können, unmöglich ist, sie durchzuführen. Viele Tatsachen

können aber doch auch von solchen aufgezeichnet werden, so z. B. ob der Boden lehmig oder sandig ist, von Rohhumus oder mildem Humus bedeckt ist, ob er wasserreich oder mittelfeucht oder gar trocken ist usw. Für eine wirkliche Förderung der wissenschaftlichen Ökologie sind eingehende Untersuchungen über chemische und physikalische Natur des Bodens in der Zukunft nötig. Wenn im folgenden die Natur des Standortes für die Haupteinteilung zugrunde gelegt wird, ist es somit ein etwas unsicherer Boden, der betreten wird, und man muß vielfach nach einem gewissen Taktgefühl vorgehen.

Eine zweite Schwierigkeit liegt in der natürlichen Begrenzung der Standorte. Jede Lokalität ist, man könnte fast sagen: immer, so wenig einheitlich, daß man sie fast als ein Mosaik bezeichnen kann. G. Kraus[1]) hat durch seine langjährigen, mühsamen Untersuchungen gezeigt, daß selbst auf „kleinstem Raume" so viele Divergenzen, so viele verschiedene Bodenstrukturen und so viele verschiedene kleine Klimaverschiedenheiten vorkommen können, daß ein Standort ganz verwickelte Bilder darbieten kann und es schwierig wird, eine Einheitlichkeit festzustellen.

Dazu kommt, daß die verschiedenen Standorte miteinander durch die allmählichsten Übergänge verknüpft sein können, und daß viele Standorte in fortwährender Entwicklung sind.

Es ist unumgänglich nötig, die Einteilung der Standorte auf der vorläufig unsicheren Grundlage vorzunehmen, um dadurch dann später zu einer tieferen Erkenntnis der Ursachen für die Vegetationsverschiedenheiten zu gelangen, und es muß der Zukunft überlassen werden, eine sichere Grundlage zu schaffen.

Wenn wir dann zur Einteilung der Standorte schreiten, so tritt uns gleich die Frage entgegen: welche Faktoren sind für die Pflanzengesellschaften die wichtigsten, die klimatischen oder die edaphischen oder etwa die biologischen (S. 3). Die Antwort wird wohl die sein, daß jeder Standort immer ein Produkt sowohl von klimatischen wie von edaphischen Faktoren ist, daß es aber Pflanzenformationen gibt, welche man unbedingt überwiegend als edaphische bezeichnen muß (z. B. die Wasserformationen), andere gibt es, die ebenso deutlich klimatisch bedingt sind, z. B. Wüsten und Halbwüsten.

Über andere Grundlagen werden die Meinungen wohl auseinander gehen.

Die Natur des Bodens wird immer ungeheuer von den klimatischen Faktoren beherrscht werden. Die Gesamtwassermenge, die den Pflanzen zur Verfügung steht, namentlich die des Bodens, wird vom Klima abhängig sein; wogegen edaphische Verhältnisse weit weniger auf das

[1]) G. Kraus 1908.

Klima Einfluß ausüben können. Derselbe Boden kann in einem trocknen und in einem feuchten Klima ganz verschieden sein und eine ganz verschiedene Vegetation tragen.

Die Wichtigkeit des Bodens bei der Bestimmung für die definitive Entwickelung von Pflanzengemeinschaften verrät sich deutlich durch deren Verbreitung. Da ist keine einzige Pflanzengemeinschaft, die sich ohne Unterbrechung über größere Strecken Landes hinzieht. Alle sind unterbrochen, und zwar entsprechend der Bodenbeschaffenheit durch andere dort besser gedeihende Pflanzengemeinschaften, wie einheitlich das Klima an den benachbarten Stellen auch sein mag. Auf der anderen Seite ist nicht zu verkennen, daß ein und dieselbe Vegetationsformation in ganz ähnlicher Ausbildung sich in sehr verschiedenen Klimaten vorfindet, und zwar ist dies sowohl bei Wasser- wie bei Landpflanzen zu beobachten.

Es gibt auch Standorte, an welchen die klimatischen und die edaphischen Faktoren in derselben Richtung wirken und dadurch ihre Wirkungen verstärken, wie z. B. sandiger oder steinerner Boden in einem heißen, trockenen Klima; die Folge wird eine ausgeprägte Wüstenvegetation sein.

Im 1. und 2. Abschnitte ist auf die große direkte und indirekte Bedeutung des Wassers für das Pflanzenleben aufmerksam gemacht worden. Es ist deutlich, daß die Unterschiede zwischen Wasserpflanzen (Hydrophyten) und Landpflanzen (Aërophyten) die allergrößten sind, was Morphologie, Anatomie und Physiologie betrifft. Das Wasser soll deshalb die Hauptgrundlage für die Klassifikation der Pflanzengesellschaften sein.

Zunächst mögen daher die Pflanzengemeinschaften in Wasser- und Landpflanzen gegliedert werden, zwischen denen allerdings keine scharfe Grenze besteht, denn die Sumpfpflanzen (Helophyten) bilden ein Verbindungsglied: ähnlich den Wasserpflanzen haben sie im Wasser oder in dem nassen Boden ihre unterirdischen Organe, die Wurzeln und Grundachsen, nicht selten auch einen Teil ihrer unteren Blätter im Wasser oder im nassen Schlamme ausgebildet; ihre hauptsächlichsten Assimilationsorgane aber ragen in die Luft und sind deshalb, da sie verdunsten usw., dem Luftleben angepaßt und stehen dadurch den Landpflanzen nahe. Die Helophyten bilden ganz bestimmte und ausgeprägte Pflanzenvereine. Pflanzen, wie z. B. die Nymphaeaceen, die Schwimmblätter besitzen und dadurch mit der Luft in Berührung kommen und verdunsten, sonst aber ans Wasser gebunden sind, müssen den Wasserpflanzen zugerechnet werden.

Die Bedeutung der Wasserversorgung für die Pflanzengesellschaften zeigen z. B. pflanzengeographische Karten wie die Drudes, welche die geographische Verteilung der Ozeane und der großen Binnenseen,

daneben die der tropischen Regenwälder, Savannen, Wüsten usw. zeigen. Aber auch auf kleinsten Gebieten kommen dieselben Gegensätze vor.

Die Formationen der Wasserpflanzen müssen ferner nach der Beschaffenheit des Wassers, ob salzig oder süß, eingeteilt werden und von den Formationen der typischen Wasserpflanzen leiten natürlich auf beiden Linien die Sumpfpflanzen ganz allmählich zu den typischen Landpflanzen über, also von den Formationen des Salzwassers gehen die Vereine durch die der Salzsümpfe zu den Formationen des trockneren salzhaltigen Bodens über; ebenso werden die Formationen des süßen Wassers durch die der Süßwassersümpfe mit dessen Sumpfvegetation auf Böden, die von süßem Wasser durchtränkt werden, verbunden. In beiden Formationsreihen erscheint es dann natürlich, die Landpflanzen von den wasserreicheren Böden zu den stetig wasserärmeren fortschreitend anzuordnen, so weit dies möglich ist.

Oben ist schon bemerkt worden (vergl. Kap. 22 ff.), daß die Landpflanzen mannigfache Grade der Anpassung an das Luftleben zeigen und daß diejenigen, die die größte Schwierigkeit bezüglich der Wasserversorgung haben, Xerophyten[1]) genannt werden; die, die gewissermaßen zwischen den beiden Extremen stehen, wurden als Mesophyten[2]) bezeichnet; sie sind also weder Xerophyten noch Helo- oder Hydrophyten. Die verschiedenartige Ausbildung der Landpflanzen nach der einen oder anderen Richtung wird entschieden durch das Zusammenwirken der ökologischen Faktoren, der edaphischen wie der klimatischen, wie sie gerade am Standorte herrschen.

Mit Schimper[3]) können wir die Böden in physikalisch trockene und physiologisch trockene (vergl. auch Kap. 23, S. 197) teilen:

Physikalische Trockenheit. Ein Boden ist physikalisch trocken, wenn er nur sehr wenig freies Wasser enthält. Dies ist der Fall:

1. An der Oberfläche von Felsen oder Steinen, die mit Pflanzen der steinliebenden (lithophilen) Formationen besetzt sind.

2. Im Sandboden, der so hoch über dem konstanten Grundwasser liegt, daß dieses auf ihn keine Wirkung ausüben kann, und der während trockener Jahreszeiten durch seine geringe wasserhaltende Kraft und die starke Verdunstung fast alles Wasser verliert. Auf ihm leben die sandliebenden Formationen (psammophile). Ihnen schließen sich die Geröllformationen an, deren Boden aus Steinen und Kies gebildet wird.

---

[1]) Schouw 1822.

[2]) Warming 1895.

[3]) Schimper 1898.

Hier können auch, wie schon erwähnt, die Epiphyten genannt werden, die ihr Wasser sich schwierig verschaffen können (Kap. 35).

Physiologische Trockenheit. Ein Boden ist physiologisch trocken, wenn er zwar beträchtliche Wassermengen enthält, wenn diese aber nur in geringem Maße den Wurzeln zugänglich sind, oder wenn das Wasser nur mit Schwierigkeiten absorbiert werden kann, entweder dadurch, daß der Boden das Wasser sehr festhält oder daß die osmotische Kraft der Wurzeln deshalb nicht recht zur Wirkung kommen kann, weil das Wasser stark konzentrierte Lösungen enthält. Dies kann der Fall der sein:



Fig. 163. Fichtenwurzeln im sauren Rohhumus der Lüneburger Heide; durch die physiologische Trockenheit sterben die Wurzelspitzen ab und müssen bei wiedereintretender Feuchtigkeit durch Seitenwurzeln ersetzt werden, dadurch starke Hemmung der Stoffproduktion und Schwäche der Pflanzen gegen Parasiten. (P. Graebner phot.)

1. Wenn der Boden reich an freien Humussäuren ist oder an anderen chemischen Stoffen, die durch ihre spezifische Wirkung auf die Pflanzen diese zur Annahme eines xerophilen[1]) Baues veranlassen. Es entstehen die Formationen der sauren Böden (Fig. 163).

2. Wenn der Boden reich an löslichen Salzen ist, meist an gewöhnlichem Kochsalz, welches jenen eigentümlichen xeromorphen Bau der Pflanzen mit sich bringt, wie wir ihn bei den halophilen Formationen, den Salzbodenbewohnern kennen lernen. Ein Halophyt ist in der Tat eine besondere Form der Xerophyten, wie schon

---

[1]) Vergl. Livingston 1904.

Wiesner[1]) und Schimper[2]) hervorhoben und wie es neuerdings auch Clements betont.

Diesen xerophytischen Formationen, die nach dem Charakter des Bodens gruppiert sind, der trocken ist oder doch oft oder schnell selbst in feuchten Klimaten austrocknet, kann eine andere Reihe von Formationen angeschlossen werden, bei denen die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens deshalb von untergeordneter Bedeutung sind, weil das extreme Klima für die Ausbildung den Ausschlag gibt. Der Boden ist weder zu sauer, noch zu salzig oder zu arm an Nährstoffen, ja er kann sogar genügend feucht sein, um eine üppige Vegetation zu tragen, aber das Klima ist so extrem, d. h. der Boden ist entweder so kalt, wie z. B. in den kalten Klimaten, oder periodisch für längere Zeit so trocken, daß nur xerophile Formationen auf ihm gedeihen können, ausgenommen in Lagen wie in Sümpfen oder an Flußufern, wo der Boden das ganze Jahr über genügend feucht ist; in diesen Fällen spielen dann also die topographischen Faktoren eine Rolle. Die Vegetation der Savannen (Campos) im Innern von Brasilien ist eine durch eine trockene Jahreszeit bedingte Formation; sie ist indessen stets an den höhergelegenen Boden, an hügeliges Gelände gebunden; längs der Wasserläufe und auf den Gebirgen, wo der Boden eine große Feuchtigkeit erhält, wächst Wald (in Afrika „Galeriewälder" Schweinfurths). Es kann hier keinem Zweifel unterliegen, daß, wenn das Klima das ganze Jahr über feucht wäre, dann trügen die Campos Wald[3]). Zu diesem Typus von Steppen und Savannen müssen auch gewisse Hartlaubformationen gerechnet werden.

In den „ariden Gebieten" gesellen extreme Trockenheit des Klimas sich zu extrem trockenen Böden und erzeugen Wüsten und Halbwüsten.

Mesophyten wachsen auf einem Boden mit etwa intermediärem Charakter, er ist weder besonders sauer, kalt oder salzig, dagegen mäßig feucht, meist gut durchlüftet, auch reich an Nährstoffen und oft auch an alkalisch reagierendem Humus. Mesophytische Pflanzengemeinschaften wachsen in sehr verschiedenen Klimaten, nahe den Polen sowohl wie am Äquator, nur dürfen sie nicht der Gefahr einer länger dauernden starken Trockenperiode ausgesetzt sein. An solche Verhältnisse angepaßte Pflanzen zeigen meist eine ziemlich schwache Ausbildung der oben als der Regulierung der Verdunstung dienend genannten Einrichtungen; in diesen Dingen stehen sie etwa in der Mitte zwischen Xerophyten und Hydrophyten. Die Blätter sind meist

[1]) Wiesner 1889.
[2]) Schimper 1891, 1898.
[3]) Warming 1892, 1899.

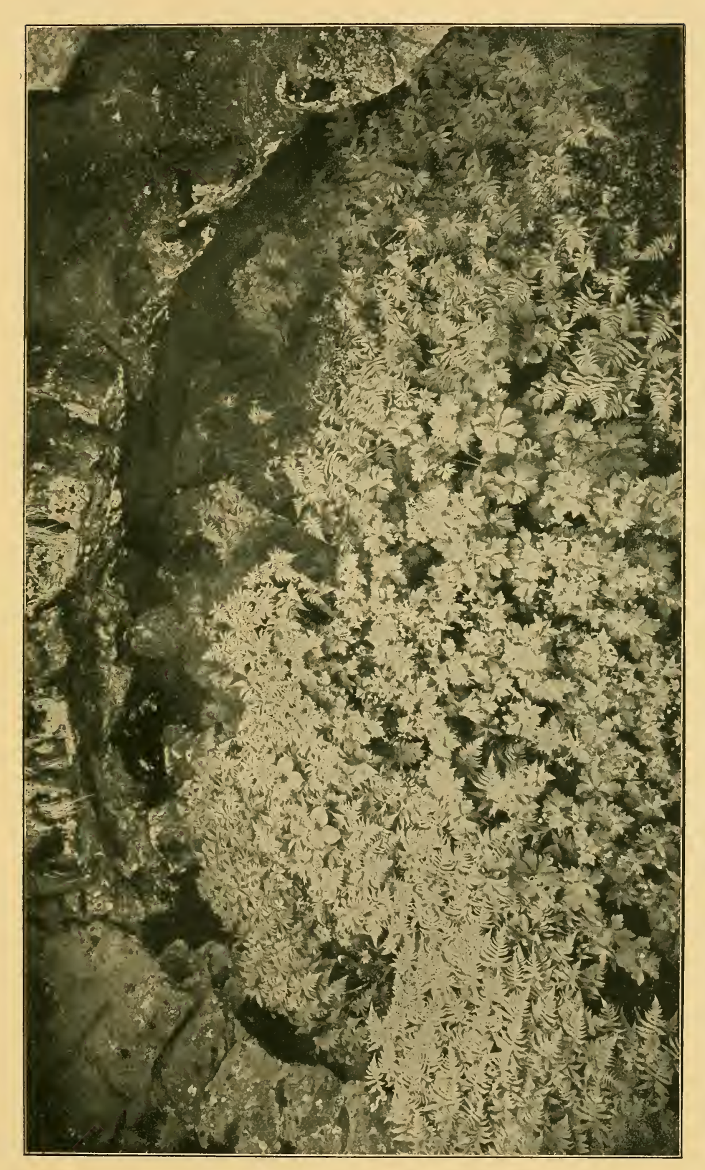


Fig. 164. Eine Grube im Lavafelsen (Havnefjord auf Island), in die man von oben abwärts sieht. Auf einer Erhöhung des Bodens wachsen eine Menge typisch mesomorpher Pflanzen, nämlich folgende: Geranium silvaticum, Phegopteris polypodioides, Paris quadrifolia, Thalictrum alpinum auf dem Absatze, und sparsamer eingestreut: Ranunculus acer und Cystopteris fragilis. (A. Hesselbo phot.)

groß und in der Gestalt sehr viel stärker veränderlich als die der Xerophyten. Zähne oder andere Einschnitte am Rande sind häufig, ebenso zusammengesetzte oder reich geteilte Blätter (Fig. 164). Hydathoden scheinen häufig zu sein. Die vegetativen Organe zeigen meist eine frisch grüne Farbe; sie haben keine dicken Bekleidungen von Haaren oder Wachsausscheidungen, die eine graue oder bläuliche Farbe verleihen würden. Die Blätter sind meist dorsiventral gebaut. Spaltöffnungen sind häufig und finden sich oft auch auf der Oberseite der Blätter. Anatomische Eigentümlichkeiten, wie z. B. Wassergewebe, sind sehr selten und wenn sie vorhanden sind, nicht stark entwickelt.

Die größten Verschiedenheiten der mesophyten Pflanzen untereinander hängen davon ab, ob die Blätter nur wenige Monate lebend oder ob sie ein Jahr oder länger ausdauern. *Ilex aquifolium* als Unterholz in den Wäldern des nördlichen Europa ist zweifellos ein Mesophyt, aber ihre Blätter bleiben bis zu 2 Jahren lebend und sind daher ähnlich den Hartlaubgewächsen von xerophilem Bau, denn im Winter sind sie ungünstigen Lebensbedingungen ausgesetzt. In jener Zeit ist der Boden zu kalt (physiologisch trocken), und wenn trockene kalte Winde herrschen, kann die Verdunstung an den Blättern ziemlich stark sein. Ebenso liegt die Sache natürlich bei der Fichte (*Picea excelsa*) und anderen immergrünen Gehölzen in den kühleren gemäßigten Zonen. Bei den laubabwerfenden Gehölzen in denselben Ländern sind die Blätter dünner, heller grün und biegsamer; die Cuticula ist dünner usw., kurz sie sind typisch mesomorph gebaut.

Im tropischen Regenwalde, der gleichfalls als eine mesophytische Pflanzengemeinschaft aufgefaßt werden muß, gibt es viele Arten, deren Blätter recht xeromorph gebaut sind; weil sie länger als ein Jahr leben, müssen sie so angepaßt sein, daß sie sämtliche Schwankungen, die während des Jahres einzutreten pflegen, ertragen können. Es ist daher schwierig, auch alle Nadelhölzer als Xerophyten zu betrachten, selbst wenn ihre Blätter immergrün sind.

Bei den Nadelhölzern kommen Beispiele vor, daß dieselbe Art ganz verschiedene Standorte bewohnen kann. Schröter[1]) sagt z. B. von *Pinus montana:* „Sie zeichnet sich durch weitestgehende Anpassungsfähigkeit an extreme Standortsbedingungen aus und ist der genügsamste und abgehärtetste von allen unseren Nadelhölzern,“ „sie bewohnt das schwankende Hochmoor, das trockenste Dolomitgeröll und die sonnigsten Felshänge des Hochgebirges, gedeiht aber andererseits in Kulturen trefflich, auch auf dem losen Flugsand der Dünen und dem mageren Boden der Heide.“ „Die Bodenansprüche der Bergkiefer sind außerordentlich gering; sie gedeiht auf trockenen und nassen Verwitterungsböden von Granit,

---

[1]) Schröter 1907 S. 202 ff.; vergl. auch P. E. Müller 1871, 1887.

Gneis, Glimmer- und Tonschiefer, Serpentin, Porphyr, Kalk, Dolomit, Mergel, Sandstein." — „Eine Eigenschaft allerdings, das muß hervorgehoben werden, haben alle Wuchsorte der Bergkiefer gemeinsam, nämlich die Armut an assimilierbarem Stickstoff.

Auch *Pinus silvestris* kann sehr verschiedene Standorte bewohnen: trockenen Sandboden, fruchtbaren reichen Mullboden, dann auch sauren Rohhumusboden usw.

Es muß auch daran erinnert werden, daß ein Standort bisweilen nur scheinbar sehr trocken ist, da die Pflanzen in der Tiefe reichlich Wasser finden. *Pinus silvestris* wächst bisweilen auf oberflächlich äußerst trockenen Dünen, aber mittels ihrer tief gehenden Wurzeln wird sie aus der Tiefe das nötige Wasser holen können (Fig. 165). An solchen Orten ist in normalen oder trockenen Jahren die Ansiedelung der Gehölze unmöglich; die nur flach wurzelnden Sämlinge vertrocknen in der Sommerhitze; nur in besonders feuchten Jahren bleiben sie erhalten und erreichen die feuchte Tiefe (Graebner). Percy Groom (1914 S. 288) hat eine ähnliche Bemerkung, *Pinus Jeffreyi* betreffend, gemacht.



Fig. 165. *Pinus silvestris*, die Kiefer, auf gut durchlüftetem Boden als typischer Tiefwurzler. (P. Graebner phot.)

Die Xeromorphie der Coniferen ist, wie Marie C. Stopes[1]) auseinandersetzt, ein erblicher Charakter, der in ihrer Entwicklungsgeschichte begründet ist. Ihrer Auffassung nach ist der xerophytische Bau der Nadelhölzer verursacht durch die unvollkommene Ausbildung des Leitungsgewebes. Die Xeromorphie der Gymnospermen ist nach ihr

[1]) Marie C. Stopes 1907.

nicht das Resultat direkter Anpassung an trockene Böden, ist keine ökologische Anpassung im gewöhnlichen Sinne, sondern ist im histologischen Aufbau der Pflanzen begründet, der sie unfähig macht, schnell Wasser durch das Holz strömen zu lassen, denn ihr Holz besteht nur aus Tracheiden, die durch die gehöften Tüpfel verbunden sind. Der Durchmesser der Tracheiden ist kleiner als der der höheren Blütenpflanzen; die ganze Struktur des Holzes ist einfacher und einheitlicher als bei den letzteren. — Die Nadelhölzer sind eine sehr alte und noch primitiv gebaute Gruppe, da das holzige Leitungssystem nicht die Mannigfaltigkeit und Veränderungsfähigkeit erreicht hat, wie bei den jüngeren Angiospermen. Marie Stopes kommt etwa zu dem folgenden Schluß: Es scheint, daß die xeromorphen Charaktere der Coniferales in sehr vielen Fällen keine Anpassungen an xerophytische Bedingungen in ihrer eigenen Lebensführung darstellen, sie sind nicht durch in der Jetztzeit erzwungene Notwendigseiten erzeugt und erst dadurch vererbt, sondern sie sind das Resultat der physiologisch begrenzten Leistungsfähigkeit des Holzes in dieser alten und noch unvollkommen entwickelten Pflanzengruppe. Mit andern Worten ist ihr „Xerophytismus" nicht ökologisch, sondern phylogenetisch.

Es kann anscheinend keinem Zweifel unterliegen, daß die Xeromorphie der Coniferen ebenso wie das überwiegende Immergrünsein phylogenetische Charaktere sind, die vom Urtypus her überkommen sind, und daß der xeromorphe Bau der Blätter mit der primitiven Gestaltung des Leitungsgewebes zusammenhängen. Stopes irrt doch wohl darin, daß sie annimmt, daß die jetztzeitigen Nadelhölzer nicht zum größten Teile unter trockenen Lebensverhältnissen wachsen. Wie schon bemerkt, müssen in den kühleren Klimaten mit ausgeprägten Wintern alle immergrünen Pflanzen xerophytisch gebaut sein, weil diese Jahreszeit physiologisch trocken wirkt. Diejenigen, die auf Torf oder Rohhumus leben, leiden auch deshalb an Wassermangel, da der Boden physiologisch trocken ist.

Der primitive Bau des Coniferenholzes mag für die äußere xeromorphe Form der Nadelhölzer ausschlaggebend sein und mag auch die phylogenetische Ursache sein, aber er kann nicht allein für den jetzt überwiegenden Xerophytismus verantwortlich gemacht werden, da die meisten Nadelwälder jetzt auf physikalisch oder physiologisch trockenem Boden leben.

Die Coniferen bieten überhaupt ungemeine Schwierigkeiten, was ihre Verteilung nach Standorten betrifft, weil sie einen ausgesprochen xeromorphen Bau haben, aber auf den verschiedenen Standorten vorkommen, sowohl auf ganz trockenen, z. B. auf magerem sandigen oder steinigen Boden in den Mittelmeerländern (*Pinus maritima*, *P. Halepensis; Juniperus oxycedrus* u. a.), als auch in Wäldern, die oft von

Feuchtigkeit triefen, z. B. Fichtenwälder in feuchten Gebirgen. Weiter wachsen sie sowohl auf mildem Humus mit einem mittleren Wassergehalt als auf sehr nassem und saurem Rohhumus. Wenn irgendwo, so ist es hier sehr schwierig, einen Einblick in die Epharmonie der Pflanzen zu bekommen[1]).

Als Beispiel mag erwähnt werden, daß Cowles und Whitford[2]) den Nadelwald der östlichen Vereinigten Staaten als eine edaphisch xerophytische Formation erklären, die in den Gegenden vorkommt, wo laubwechselnder Wald überwiegt. In dem gänzlich abweichenden Klima der pacifischen Küste der Vereinigten Staaten überwiegt dagegen der Nadelwald, während die laubwechselnden Gehölze sich zu edaphisch mesophilen Wäldern vereinigen, die den Wasserläufen folgen.

Diese Deutung der Xeromorphie der Coniferen zeigt deutlich, daß wir noch weit davon entfernt sind, die Epharmonie derselben und deren Beziehungen zu den ökologischen Verhältnissen ihrer Standorte zu verstehen. Percy Groom[3]) ist der Meinung, daß wir unsere Schlüsse über die Xerophilie einer Pflanze nicht aus dem Blattbau derselben herleiten dürfen, sondern von der Größe der gesamten Laubfläche („leaf-area“) der betreffenden Arten.

Graebner hat hervorgehoben[4]), daß neben dem Wasser auch der Nährstoffgehalt des Bodens oder des Wassers resp. die den Pflanzen während der Vegetationszeit zur Verfügung stehende Nährstoffmenge von größter Bedeutung ist, und hat von diesem Gesichtspunkte aus eine Einteilung der Vereinsklassen gegeben, auf welche in dem folgenden System auch Rücksicht genommen wird; er teilt (im wesentlichen für Mitteleuropa) folgendermaßen ein:

A. Vegetationsformationen mit mineralstoffreichen Wässern, d. h. Formationen, in denen zur günstigen Jahreszeit, also während der Vegetationsperiode, den Pflanzen reichliche Mengen von Nährstoffen in geeigneter Form zur Verfügung stehen; daher für die am Standort herrschende Länge (oder Kürze) der Vegetationszeit verhältnismäßig starker Jahreszuwachs.

- I. Übermäßige Ansammlung von Nährstoffen (auch tierischer, organischer Stoffe); saprophile Flagellatenvereine, Ruderalstellen.
- II. Ohne übermäßige Anreicherung von Nährstoffen.
  1. Trockener Boden:
     Wüsten, Steppen, xerophile Gras- und Staudenvegetation, sonnige (pontische) Hügel, xerophile Wälder usw.,

---

[1]) In Warming, Oecology of plants, 1909, sind die Coniferen in einer selbständigen Sektion untergebracht worden. Richtiger wird es sein, sie nach ihren verschiedenen Standorten zu verteilen, was in diesem Buche versucht worden ist.

[2]) Cowles 1901 a; Whitford 1905.

[3]) Vergl. Percy Groom 1910; Compton 1911.

[4]) Graebner 1898, 1902, 1909 a, 1910 a.

2. Mäßig feuchter Boden; kaltes Klima: arktische und alpine Gras- und Krautmatten; wärmere Klima: Waldbildung und zwar:
   a) auf Mergelboden Buchenwälder (an sandigeren Stellen oft die Weißbuche vorwiegend),
   b) auf Sand- oder doch weniger mergelhaltigem Boden:
      α) trockenerer Boden Eichen-, Birkenwälder (hier allmähliche Übergänge zu B 2 b),
      β) feuchterer Boden (in einigen Teilen Europas): Fichtenwälder.
3. Nasser Boden:
   a) ohne übermäßige Anreicherung von Nährstoffen, meist an fließendem Wasser
      α) ohne Überschwemmung und Eisgang: Erlenbrücher,
      β) mit Überschwemmung ohne Eisgang: Auenwälder,
      γ) mit Überschwemmung und Eisgang: natürliche Wiesen,
   b) mit übermäßiger Anreicherung [auch (meist pflanzlicher) organischer Stoffe]: Wiesen- oder Grünlandmoore, „saure Wiesen“, Sumpfgebüsche und Brücher.
4. Im Wasser, Landseen, Teiche, Flüsse, Bäche (Rohrsümpfe, Plankton, Vereinsklasse der Nereiden).

B. Vegetationsformationen mit mineralstoffarmen Wässern, d. h. Formationen, in denen entweder die zur Verfügung stehende Nährlösung im Boden absolut arm an verwendbaren Salzen ist, oder in denen durch Herabsetzung der Aufnahmefähigkeit der Wurzeln (infolge von Humussäuren, Luftarmut im Boden usw.) die Pflanzen auch in der günstigen Jahreszeit nur wenig verwendbare Nährstoffe aus dem Boden herausziehen können (physiologisch arm); daher für die Länge der Vegetationszeit verhältnismäßig geringe Jahresproduktion.
1. sehr trockener Boden: Sandfelder, Flechtenheiden usw.
2. trockener bis mäßig feuchter Boden:
   a) mit Rohhumus, Ortstein oder dicken Bleisandschichten: Moosheiden, Calluna-Heiden,
   b) ohne stärkere Rohhumusschichten, Ortstein oder dicke Bleisandschichten: Kiefernwälder (hier Übergang zu A 2 b).
3. nasser Boden: Heidemoore, Sphagnumtundren.
4. im Wasser: Heideseen, -tümpel.

C. Vegetationsformationen mit salzhaltigen Wässern.
1. trockener Boden: Dünen,
2. feuchter Boden: Strandwiesen,
3. nasser Boden: Salzsümpfe,
4. im Wasser: Seegrasvegetation, Mangrovesümpfe.

In Übereinstimmung mit den jetzt dargelegten Grundanschauungen wird die folgende

Einteilung der Standorte

in 13 Klassen vorgenommen.

I. Serie der Salzwasser- und Salzboden-Formationen (Halophyten-Vegetation)

Klasse 1. Submerse Pflanzen-Vereine des salzigen oder brakischen Wassers der Meere und Binnenlandgewässer.

Klasse 2. Sumpfvegetation an den Ufern der Meere und salzigen Binnenlandseen, sowie Salinensümpfe.

Klasse 3. Landvegetation auf salzhaltigen Böden mit mittlerem oder geringerem Wassergehalt. Vegetation von Land-Halophyten. Klima gewöhnlich heiß und trocken (Salzwüsten).

Die folgenden Klassen sind an süßes Wasser geknüpft.

II. Serie des süßen Wassers und der sumpfigen Süßwasser-Böden

Klasse 4. Submerse Vegetation in Süßwasser-Seen, Tümpeln und Wasserläufen. Wasser nährstoffreich oder nährstoffarm, öfter auch sauer. (Parallel mit I, 1.)

Klasse 5. Sumpfvegetation an den Ufern der Wasserbassins oder Flüsse mit süßem Wasser. (Parallel mit I, 2.)

Die Landvegetation, die von dem süßen Wasser abhängig ist (parallel mit Klasse 3), ist so umfassend, daß sie alle folgenden Serien in Anspruch nimmt.

III. Serie der mesophilen und hygrophilen Formationen

Der Boden ist nährstoffreich und wasserreich oder auch mäßig feucht, kann in einigen Fällen periodisch überschwemmt sein. Die Wurzeln erreichen oft das Grundwasser. Milder (neutraler oder alkalischer) Humus wird in den meisten Fällen gebildet. Klima feucht, regenreich. Geschlossene Landpflanzenvegetation mit überwiegend mesomorphen Arten.

Klasse 6. Mikrotherme (kalttemperierte) Formationen.

Klasse 7. Megatherme und mesotherme, tropische und subtropische Formationen.

IV. Serie der torfhaltigen, meist sauren Böden

Klasse 8. Klima feucht und kalt oder kalttemperiert. Der Boden ist aus Torf gebildet, mehr oder weniger wasserreich, aber entweder arm an Nahrung oder doch physiologisch nährstoffarm (vergl. S. 109) und physiologisch trocken, weil er sauer ist (Vegetation von Oxylophyten; Heideformationen im weitesten Sinne), oder verhältnismäßig reich an Mineralsalzen und neutral oder alkalisch in Reaktion (bisweilen die Flachmoore). Landpflanzenvegetation, gewöhnlich geschlossen, aus mehr oder weniger xeromorphen Arten gebildet.

V. Serie der Kältewüsten

Klasse 9. Klima kalt und windig, feucht oder trocken. Der Boden ist physiologisch trocken, weil er jedenfalls durch längere Zeit (im Winter, bisweilen auch im Sommer) so kalt ist, daß die Wurzeln der Pflanzen kein Wasser aufnehmen können. Landpflanzenvegetation

in polaren und Hochgebirgsgegenden, offen, mehr oder weniger xeromorph (Psychrophyten-Vegetation).

VI. Serie der Stein- und Sandböden

Boden physikalisch trocken, weil er nicht imstande ist, selbst in regenreichen Klimaten, hinlänglich Wasser für die Vegetation aufzunehmen und festzuhalten. Klima verschieden, von untergeordneter Bedeutung.

Klasse 10. Fels- und Steinformationen (Lithophyten-Formationen). Steinboden oder sehr flachgründiger Boden. Die Vegetation in den extremen Fällen nur von gefäßlosen Kryptogamen (Flechten, Moosen, Algen) gebildet.

Anschluß. Spaltenvegetation (Chasmophyten-Vegetation).

Klasse 11. Trockene Sandvegetation. Landvegetation auf trockenem Sandboden, aus gefäßlosen Kryptogamen und vorzugsweise xeromorphen Gefäßpflanzen gebildet. Das Grundwasser liegt zu tief, um von den Pflanzenwurzeln erreicht werden zu können. Keine oder geringe Humusbildung.

Sandpflanzen-Formationen (Psammophyten-Formationen).

VII. Hartlaubformationen der Gebiete mit Winterregen

Klasse 12. Subtropische Vegetation mit Winterregen und Trockenruhe im Sommer. Klima mesotherm (Köppen). Boden verschieden. Hartlaubformationen (Sklerophyll-Formationen), meist aus immergrünen Holzpflanzen zusammengesetzt.

VIII. Serie der subxerophilen Formationen mit Grasboden

Klasse 13. Grassteppen. Mikrotherme und mesotherme Formationen mit kalten Wintern, Schnee und Frost. Grasvegetation. Kein Baumwuchs. Bisweilen Humus. Der regenreichste Monat hat 6 bis 10 Regentage.

Klasse 14. Savannen, subtropische und tropische Formationsbildung. Trockenzeit im Winter (2—4 Monate). Regen im Sommer weniger als 2 m. Boden gewöhnlich lehmig (Lateritboden) oder sandig; geringe oder keine Humusbildung. Vegetation mehr oder weniger offen aus verschiedenen, doch xeromorphen oder subxeromorphen Lebensformen gebildet, darunter Bäume.

IX. Serie der ariden Gebiete, extrem-xeromorphe Lebensformen

Regenarm bis regenlos; der regenreichste Monat hat weniger denn 6 Regentage (Köppen). Lange Ruhezeit der Vegetation. Boden verschieden. Keine Humusbildung. Offene bis sehr offene Formationen aus stark xeromorph gebauten Pflanzen gebildet. (Eremophyten-Formationen.)

Klasse 15. Halbwüsten (Strauch-, Succulenten- und andere Steppen, nur nicht Grassteppen).

Klasse 16. Wüsten (Hitzewüsten).

Zwei andere Versuche, die Pflanzenformationen übersichtlich zu gruppieren, verdienen hier genannt zu werden, namentlich die von Engler und von Drude, beide 1913.

Engler[1]) gibt eine Einteilung der Pflanzenvereine, von deren grundlegender Idee der folgende Auszug ein Bild geben wird:

I. Formationen der tropischen und subtropischen Zonen.

A. Halophile Formationen.

A¹. Meeresformationen oder Enalidenformationen:
1. stark salzhaltige.
 a) Plankton.
 b) Benthos (mit 7 Unterabteilungen).
2. Brackwasser.

A². Litorale:
a) Mangrove (2 Abteilungen).
b) Strandgehölz.
c) Krautformation des sandigen Strandes.
d) Strandfelsen.
e) Überschwemmungsland der Küste.

A³. Im Binnenlande:
a) Salzsteppe oder Salzwüste.
b) Salzsumpf.
c) Salzsee.

B. Hydatophile (Hydrophile) Formationen.

B¹. Die Pflanzen größtenteils unter Wasser oder schwimmend.
a) Hydrocharitenformation (2 Unterabteilungen).
b) Plankton (3 Unterabteilungen).
c) Formation heißer Quellen (mit Schizophyten).
d) Abwässerformation (niedere Saprophyten).
e) Limnaeenformation (4 Unterabteilungen).

B². Die Pflanzen unter Wasser wurzelnd, aber mehr oder weniger über dasselbe hervorragend (Helophyten). Sumpf (9 Unterabteilungen nach Regionen usw.).

B³. Die Pflanzen mit den Wurzeln das Grundwasser erreichend, aber mit dem unteren Teile des Stammes und dem oberen der Wurzeln in trockener Erde.
a) Baumloses Alluvialland (3 Unterabteilungen).
b) Alluvialwald oder Galeriewald (5 Unterabteilungen).

C. Hygrophile megatherme Formationen.
a) Unterster immergrüner Laubwald (3 Unterabteilungen).
b) Mittlerer immergrüner Regenwald, in den äquatorialen Gegenden meist um 6—700 m über Meer beginnend (3 Unterabteilungen).
c) Oberer immergrüner Regenwald, in den äquatorialen Gegenden oberhalb 1000—1100 m (4 Unterabteilungen).

---

[1]) Engler 1913 (1914).

D. Hygrophile mesotherme Formationen.
  a) Oberer Bambuswald.
  b) Höhenwald oder Nebelwald.
  c) Hochgebirgsbachufer zwischen und über den Höhenwäldern.
  d) Feuchtes Hochweide- und Bergwiesenland.

E. Subxerophile Formationen.
  E¹. Baumformationen der Ebene und des Hügellandes.
    a) Parkartige Gehölze in den unteren Regionen.
    b) Mehr oder weniger dichte Macchia mit hartlaubigem Gehölz.
    c) Trockenwald, in welchem neben laubwerfenden Gehölzen auch solche mit immergrünem Laub vorkommen.
    d) Trockenes Buschgehölz der Ebene.
    e) Palmenhaine.
  E². Grasformationen der Ebene.
    a) Offene subxerophile Grassteppe (3 Unterabteilungen).
    b) Formation winterfeuchter, blumenreicher Ebenen, subtropisch.
  E³. Buschformationen der Gebirgsländer.
    a) Buschformation des roterdigen Vorlandes.
    b) Buschgehölze des schwarzerdigen Vorlandes.
    c) Gebirgsbusch (3 Unterabteilungen).
    d) Bergheide.
    e) Gebirgsbuschsteppe.
    f) Gebirgsbaumsteppe.
    g) Trockener Höhenwald.
  E⁴. Pteridium-Formation.
    a) Primäre.
    b) Sekundäre.
  E⁵. Steinige und felsige Formationen nebst anderen Formationen des oberen Gebirgslandes. — Verf. unterscheidet hier Formationen a bis m.

F. Xerophile Formationen.
  Von a) Sandwüste unterscheidet Verf. Formationen bis s) Busch- und Baumgrassteppe.

II. Formationen der gemäßigten und kalten Zonen.
  Auch die Formationen dieser zweiten Hauptabteilung werden im wesentlichen nach dem Muster der ersten Abteilung, natürlich modifiziert durch die klimatischen Eigentümlichkeiten, eingeteilt.

Drude[1]) gibt folgende Darstellung der Formationstionseinteilung:

I. Vegetationstypus der immergrünen Tropenwaldungen. (Äquatoriale Regenwälder; Klimagruppe I[2]) der Iso-Megathermen Hygrophyten.)

---

[1]) Drude 1913.

[2]) Drude unterscheidet folgende Klimagruppen auf der Erde: A. Die „Iso"-Klimagruppen: I. Iso-Megatherme Hygrophyten, II. Iso-Mesotherme Hygrophyten, III. Iso-Mesotherme Xerophyten, IV. Iso-Mikrothermen, V. Iso-Niphothere-Hekistothermen. — B. Die „Tropo"-Klimagruppen: VI. Tropo-Brachychimene Megathermen, VII. Tropo-Brachythere Megathermen, VIII. Tropo-Megatherme Xerophyten, IX. Tropo-Mesotherme Xerophyten. — C. Die „Etesial"-Klimagruppen: X. Etesial-Xerothere Hygrochimenen, XI. Etesial-Hygromesothermen, XII. Etesial-Poikilotherme Psychrochimenen. — D. Die „Helio"-Klimagruppen (mit durch Frostwirkung gesteigerter Verkürzung der Vege-

II. Vegetationstypus der tropisch-regengrünen Waldungen. (Tropenwälder mit ausgesprochener Trockenperiode; Savannenwälder, Monsunwälder; Klimagruppe VI der Tropo-Brachychimenen-Megathermen bis gegen Klimagruppe VII hin.)

III. Vegetationstypus der subtropisch-immergrünen Hartlaubwaldungen. (Klimagruppe II der Iso-Mesothermen und XI der Etesial-Hygromesothermen.)

IV. Vegetationstypus der etesial-borealen sommergrünen Laub- und frostharten Nadelwaldungen. (Wälder höherer Breiten, streng periodisch; von Klimagruppe X an mit Hygrochimenen einsetzend, typisch in XII mit heißem Sommer und kaltem Winter [Poikilothermen], auslaufend in den mannigfachen Nuancen von Klimagruppe XIV mit Psychrochimenen bis zur nördlichen Baumgrenze, welche erst in XVI erreicht wird.)

V. Vegetationstypus der immergrünen und periodisch belaubten Niederholzformationen aus Gebüsch und Gesträuch. (Scrub, Heiden, Krummholzgebüsche, Retamgebüsche; Klimagruppe IV der Iso-Mikrothermen, X der Etesial-Xerotheren und von da in sehr verschiedenen Gattungen bis zur Klimagruppe XV der Thero-Mikrothermen.

VI. Vegetationstypus der Hochgrassteppen, Baumsteppen und Savannen. (Mehr oder weniger geschlossene Grasflurformationen des Iso- und Tropo-Megathermenklimas bis zur Klimagruppe VI.)

VII. Vegetationstypus der (immergrünen) Graswiesen und Grasmoore. (Grasfluren der Iso-, Meso- und Mikrothermen; Klimagruppe II, IV, der Etesialgruppen XI und XII, der Helio-Hygrothermen XIV bis XVI mit winterlicher Schneedecke.)

VIII. Vegetationstypus der Xerophytensteppen und Wüstensteppen. (Dornbuschbestände, Strauchsteppen, Sand-, Lehm-, Salz- und Geröllsteppen mit offener, zerstreuter Vegetation einschließlich zerstreuter Steppengräser. Klimagruppen aller als Xerophyten bezeichneten Nummern III, VII bis IX, XIII, bis zu dem auch im Sommer mikrothermen Klima der Gruppe XVII.)

IX. Vegetationstypus der Chamaephyten, Moose und Flechten auf saurem Boden. (Stauden- und Halbstrauchmatten, Tundren, Moosmoore, Torfmoore; dazu die „Mikrothermen-Chomophyten“, d. h. Grat- und Geröllbestände im mikrothermen und hekistothermen Klima, Gruppe V, XV und XVIII.)

X. Vegetationstypus der Süßwasserbestände und limnischen Uferformationen. (Amphibische Lebensformen und phanerogame Hydrophyten.)

XI. Vegetationstypus der halophytischen Küstenformationen. Die Lebenslage dieser Bestände wird durch den Salzgehalt und die Wirkung von Ebbe und Flut bestimmt, deren Wechsel besonders die Mangrove-Formation der tropischen Küsten zu einer so ausgezeichneten machen. Die vom Salzwasser bespülten Horizonte gehen nach oben in gesetzmäßiger Folge in xerophytische Kies- und Sandfluren (Dünen) über.

XII. Vegetationstypus der submersen Halophytenformationen. Die Lebenslage dieser Bestände wird von ihrer Besiedelung zwischen Ebbe- und Flutmark, oder unterhalb derselben, beziehentlich von der Tiefe des Wassers an felsigen oder sandigen Küsten bestimmt. Außer ganz wenigen Arten von „Seegräsern“ bestehen sie nur aus Algen. Eben dieselben bilden zwischen Küstenformationen und fern von den-

---

tationsperiode; Ruheperiode lichtarm): XIII. Helio-Xerothere Psychrochimenen, XIV. Helio-Hygrothere Psychrochimenen, XV. Helio-Thero-Mikrotherme Niphochimenen, XVI. Helio-Brachythere Niphochimenen, XVII. Helio-Mikrotherme Xerophyten, XVIII. Helio-Niphothere Hekistothermen.

selben im hohen Ozean die mikroskopische, meist aus anderen Arten als unter X bestehende Schwebeflora, das Plankton der Hochsee.

Die meisten der 12 Abteilungen werden von Drude in einzelne Unterabteilungen geteilt.

38. Kap. **Physiognomie der Vereine**

Die großen ökologischen Klassen, die im vorigen Kapitel genannt sind, umfassen jede viele verschiedene Typen von Pflanzengemeinschaften. Seit langer Zeit gibt es populäre Begriffe bezüglich dieser Typen, für die allgemein bekannte Namen vorhanden sind, wie Wald, Busch, Wiese, Moor, Heide, Steppe, Savanne, Macchie usw., alle diese sind auch in die wissenschaftliche Terminologie aufgenommen. Die leitenden Gesichtspunkte für diese Unterscheidungen sind physiognomische und als solche abhängig auch von physiologischer Verwandtschaft. Die Physiognomie der Vegetation ist daher nicht nur ästhetisch, sondern auch wissenschaftlich zu betrachten: Die Vegetation bestimmt oft wesentlich die Physiognomie der Landschaft und in dieser Beziehung spielt sie eine ganz andere Rolle, wie die Tiere es tun[1]. Deshalb muß die Physiognomie auch wissenschaftlich behandelt werden.

Die Physiognomie der Pflanzen und dadurch auch der Pflanzenvereine wird durch zwei verschiedene Ursachen bedingt. Die Palmen, der Baumfarn, die Grasform, viele Blatttypen usw., eine ungeheuere Menge von Formen haben eine Physiognomie, welche von den jetzt in der Natur herrschenden Verhältnissen ganz unabhängig zu sein scheint. Wie sie vor undenklichen Zeiten hervorgebracht worden sind, ob durch Selektion, ob durch direkte Anpassung an längst verschwundene ökologische Verhältnisse oder ob orthogenetisch, darüber wissen wir absolut nichts. Ihre Physiognomie ist phylogenetisch oder systematisch und erblich.

Die andere Art von Physiognomie ist die epharmonische, sie steht in offenbarem Zusammenhange mit der jetzigen Lebenslage. Daß ähnliche Lebensbedingungen ähnliche Organisation und ein ähnliches Äußeres hervorrufen, ist durch Tausende von Erfahrungen und Beobachtungen belegt.

Ob diese epharmonischen Lebensformen erblich sind oder nicht, ist eine Frage für sich, die in jedem einzelnen Falle durch Versuche entschieden werden müßte. Manche dieser Lebensformen sind erfahrungsgemäß nicht erblich fixiert; man denke z. B. an die Versuche Kerners oder Bonniers mit Pflanzen aus der Ebene, welche, in den Hochgebirgen

---

[1]) Darwin schreibt: „A traveller should be a botanist, for in all views plants form the chief embellishment". — Über die Physiognomie der Vegetation vom ästhetischen Standpunkte vergl. neuerdings W. Lange 1909, 1912.

kultiviert, ihre Form änderten, daß sie z. B. Rosettenformen und andere unter den veränderten Verhältnissen ganz abweichende Formen annahmen, welche wieder nur vergängliche Modifikationen waren, die wieder verschwanden, sobald die Pflanzen wieder in die alte Lebenslage zurückgebracht wurden. Es gibt z. B. Polsterformen, welche vorübergehende Modifikationen sind, andere aber, die wahrscheinlich vollkommen erblich sind, und unter allen, auch veränderten, Verhältnissen erhalten bleiben, wie z. B. *Azorella, Raoulia* u. a.; auch Formen wie die Cacteen, die Agavenform, die Aloeform usw. sind ja erblich fixierte epharmonische Formen.

Die im 2. Abschnitte, 21. und 22. Kap., besprochenen Grundformen des Lebens werden im großen und ganzen phylogenetische sein, die im



Fig. 166. Sandwüste in Tunesien. (Phot. Dr. V. v. Madsen.)

25. ff. Kap. behandelten Anpassungen derselben dagegen hauptsächlich wieder epharmonische und vielleicht nichterbliche. Eine scharfe Trennung zwischen diesen Formen ist natürlich durch umfassende Versuche möglich.

Deutlich ist aber, daß die Physiognomie der Pflanzen und der Pflanzenvereine von den Lebensformen bedingt wird. Die erste Einteilung der Vereine innerhalb der verschiedenen Klassen der Standorte muß daher nach den Lebensformen geschehen. Durch sie wird in erster Linie die Physiognomie der Vegetation bedingt, und die Physiognomie der Vegetation wird immer eine ungeheuere Rolle spielen, nicht nur für die allgemeine ästhetische, sondern auch für die wissenschaftliche Betrachtung der Landschaft. Die Physiognomie muß somit als Ausdruck der verschiedenen Haushaltung der Gesellschaften aufgefaßt werden.

Die Umstände, von denen die Physiognomie der Vegetation am wesentlichsten abhängt, sind folgende:

1. Die vorherrschenden Lebensformen: Bäume, Sträucher und Kräuter mit verschiedener Physiognomie, Blattform und Blattgröße, ferner Moose, Flechten usw. — Hiernach werden Formationen gebildet wie: Wald, Gebüsch, Heide, Wiese, Steppe und andere Formen der Krautvegetation, Tundra usw.; Lebensformen wie Lianen und Epiphyten greifen modifizierend ein. Mit „vorherrschend“ ist diejenige Lebensform gemeint, welche der Vegetation ihre Physiognomie gibt. Es würde ganz irreleitend sein, hier Gewicht auf statistische Methoden zu legen und die verhältnismäßige Anzahl der verschiedenen Arten als Basis zu



Fig. 167. Sandwüste in Tunesien mit Tamarix.
(Phot. Dr. V. Madsen.)

nehmen. Ein Buchenwald ist ein „Wald“ und gehört zu dem Vegetationstypus „Wälder“, selbst wenn er nur von einer Baumart gebildet wird, während viele Arten von Stauden, Moosen usw. den Boden bedecken.

In vielen Fällen ist es eine einzelne dominierende Art, welche die Physiognomie bestimmt, z. B. in einem Buchen- oder Fichtenwalde; in anderen mehrere oder viele Arten mit derselben oder ähnlichen Lebensform, z. B. eine Wiese durch die Grasform bestimmt.

2. Die Dichtigkeit (Menge der Individuen). Diese hängt von dem Kampfe der Pflanzen mit der leblosen Natur und von den biologischen Eigentümlichkeiten der Arten ab. In einigen Vereinen wird der Boden dicht bedeckt (z. B. auf Wiesen), in anderen ist die Decke so offen, daß die Farbe des Bodens der Landschaft die Farbe gibt (z. B. auf den



Fig. 168. Steile Tuffwand in den Ungarischen Karpathen (Opálheger Berg) als Beispiel für lockere Besiedlung steiler Hänge. (Phot. Hans Bath †, ✠).

Felsenfluren, Wüsten; Fig. 166, 167, 168). Die Formationen werden danach in „offene“ und „geschlossene“ getrennt.

Offene Formationen kommen z. B. dort zur Entwickelung, wo der Boden unruhig ist (z. B. an Ufern, wo der Wellenschlag herrscht; in Sandgegenden, wo der Wind den Boden in Bewegung setzt) oder wo lebensfeindliche Faktoren herrschen, z. B. Kälte, oder dort, wo der Boden sehr ungünstig ist (z. B. an senkrechten Felsen (Fig. 168), auf stark salzhaltigem Boden usw.). In offenen Formationen wird eine Konkurrenz zwischen den Pflanzen sehr gering sein oder ganz fehlen. Sehr oft ist denn auch die Mischung der Arten recht groß. Für Einwanderung anderer Arten sind sie günstig, und sofern die ökologischen Faktoren sonst günstig sind, wird die offene Formation leicht in eine geschlossene übergehen können. Einige Formationen sind dauernd offen (z. B. Wüsten), andere vorübergehend. Dieses beobachtet man sehr oft auf Kulturböden, die durch die Bodenbehandlung entblößt worden sind.

Die geschlossenen Formationen werden oft von Arten gebildet, welche aus irgend einem Grunde sozial sind, beispielsweise entweder dadurch, daß eine Art leicht alle anderen derselben oder anderer Lebensform zu unterdrücken vermag (etwa die Buche durch ihren Schatten, oder *Phragmites* an den Ufern unserer Gewässer, welches durch eine überaus reichliche vegetative Vermehrung den Boden zu erobern vermag) oder dadurch, daß sie eine große Samenmenge produziert, vorausgesetzt natürlich, daß der Standort sonst günstig ist.

In den geschlossenen Vereinen ist der Kampf zwischen den Arten weit heftiger als in den offenen. Die Geschlossenheit ist ein Besiedelungshindernis, und eine geschlossene Assoziation wird sich schwerer zu einer anderen weiter entwickeln, wenn sie nicht selbst die Vegetationsverhältnisse am Standort ändert, z. B. wenn ein Kiefern-, Fichten- oder auch Buchenwald durch Rohhumusbildung den Boden verändert und dadurch für eine Callunaheide vorbereitet. Viele geschlossene Pflanzenvereine sind deshalb stabile oder Climax-Vereine, welche vielleicht durch Jahrtausende wesentlich unverändert bleiben[1]).

In den geschlossenen Formationen kommen viefach Anpassungen an das gesellige Zusammenleben der herrschenden Pflanzen vor, z. B. Entwickelung von Lianen und Saprophyten. An ihrer Peripherie lösen die geschlossenen Formationen sich oft auf und gehen in lichtere über, weil die ökologischen Faktoren sich ändern.

3. Die Höhe der Vegetation. Man vergleiche den Unterschied zwischen Wald, Gebüsch und *Calluna*-Heide, die alle wesentlich von Holzpflanzen gebildet werden, zwischen dem hohen Grase der Wiese und dem niedrigen Rasen der Alpenmatte, oder zwischen Wald und Tundra usw.

---

[1]) Vergl. Crampton 1912; dagegen Graebner 1912 b.

Viele, namentlich geschlossene, Formationen haben mehrere Stockwerke von Lebensformen; die größte Anzahl findet sich in den Wäldern, besonders den tropischen Regenwäldern, wo jedoch die Schichten stark ineinander fließen. In unseren kühl temperierten Wäldern treten die Schichten oft deutlicher hervor, so daß man deren folgende unterscheiden kann: 1. Oberste Baumkronenschicht. 2. Niedere Baumschicht. 3. Strauchschicht. 4. Hochstaudenschicht. 5. Kleinstaudenschicht. 6. Bodendecke von Moosen und Flechten. 7. Im Boden lebende Schicht von heterotrophen Pflanzen (Saprophyten). Dazu kommen noch Lianen und Epiphyten.

Finnische und schwedische Botaniker unterscheiden nach Hults Vorgang[1]) folgende Schichten:

I. Baumschicht.
II. Busch-(Strauch-)Schicht 9 dm bis 4 oder 5 m.
III. Höchste Boden-(Kraut-)Schicht 4,5 bis 8 oder 9 dm.
VI. Mittlere Boden-(Kräuter-)Schicht 1 bis 4,5 dm.
V. Untere Boden-(Kräuter-)schicht 0,5 bis 1 dm.
VI. Schicht der Bodenoberfläche unter 5 cm hoch (meist Moose, Flechten, Algen).

Eine an diese sich anschließende Darstellung hat neuerdings Kupffer publiziert. Er unterscheidet in einer Formation folgende 7 Schichten: A. Höhere Waldschicht, bis 15 m; B. Niedere Waldschicht, bis 6 m; C. Gebüschschicht, bis 2 m; D. Obere Feldschicht, bis 8 dm; E. Mittlere Feldschicht, bis 3 dm; F. Niedere Feldschicht, bis 1 dm; G. Bodenschicht, bis 3 cm; H. Die eigentliche Boden- bezw. Wasserschicht. (Nach Bot. Centralbl. 1914, **25**, S. 516.)

Es dürfte jedoch im allgemeinen genügen 4 Schichten zu unterscheiden:

I. Schicht der Bodenoberfläche: unmittelbar dem Boden anliegende Pflanzen, meist Moose, Flechten, Algen).
II. Kräuter-Schicht: von Gräsern und Kräutern gebildet, dazu auch niedrige Sträucher von ähnlicher Höhe.
III. Busch- und Strauch-Schicht: von größeren Sträuchern gebildet.
IV. Baumschicht[2]).

Ökologische Verschiedenheiten in den Schichten. In dem hohen und geschlossenen Pflanzenvereine werden die ökologischen Faktoren in den verschiedenen Schichten naturgemäß recht verschieden sein können. Yapp[3]) z. B. hat durch gründliche Untersuchungen mittels Evaporationsmessers gefunden, daß die Verdunstung der Pflanzenteile recht verschieden ist schon in den verschiedenen Höhen einer britischen Moorwiese. In einer Höhe von 1,35 m, 0,65 m und 0,13 m über dem Boden verhielten die Prozente der Verdunstung sich wie 100 : 32 : 6,6. Auch der Bau einer Pflanze kann sich in einer dichten Vegetation in verschiedener Höhe abweichend gestalten; *Filipendula ulmaria* z. B. hat im ersten Jahre als Keimpflanze nur grundständige Blätter, die unbehaart

---

[1]) Hult 1881.

[2]) Vergl. A. Nilsson 1902 a.

[3]) Yapp 1909.

sind und Schattenblattstruktur haben. Bei älteren Pflanzen sind die ersten im Frühjahr und die letzten im Herbste gebildeten Rosettenblätter unbehaart, die im Sommer gebildeten mehr oder weniger haarig. Die Blätter des gestreckten Stengels werden desto mehr behaart und haben desto mehr Sonnenblattstruktur, je höher sie stehen — alles in Übereinstimmung mit den mittleren physikalischen Bedingungen der betreffenden Schichten; namentlich wirksam sind die austrocknenden Winde[1]).

Daß die ökologischen Faktoren in den verschiedenen Schichten eines Waldes sehr ungleich sind, was z. B. Licht, Feuchtigkeit der Luft, Windwirkungen usw. betrifft, ist allgemein bekannt, aber im einzelnen wissenschaftlich noch wenig festgestellt[2]).

4. Die Farbe der Vegetation. Man erinnere sich z. B. an die braune (immergrüne) Heide und an die grüne (sommergrüne) Wiese. Hier sind auch die Farben der Blüten und ihre größere oder geringere Sichtbarkeit zu erwähnen (Gegensatz zwischen Wind- und Insektenbestäubung).

5. Die Periodizität der Jahreszeiten: Länge der Ruhezeit und andere Phasen der Vegetation (Belaubung, Blütezeit, Laubfall), Verteilung der Niederschläge; vergl. die im Winter oder in der trockenen Zeit das Laub abwerfenden Wälder und die immergrünen; die Steppe, die wenige Monate lang grün und viel länger graubraun und nackt ist; die Vegetation bei uns im Winter und im Sommer usw. Nach den periodischen Änderungen der Vegetation kann man mit Clements einen Aspectus vernalis, aestivalis und auctumnalis (natürlich auch hiemalis) unterscheiden.

Die Lebensdauer der Arten muß gleichfalls in Betracht gezogen werden, namentlich die Dauer der oberirdischen Teile, und die Rolle, die die einjährigen Arten und die Holzpflanzen in der Physiognomie einer Pflanzendecke spielen. Pflanzenvereine werden sehr selten allein von einjährigen Pflanzen gebildet (Beispiele *Salicornia herbacea*, Frühjahrsflora in Wüsten und gewisse Unkräuter auf kleinen Gebieten).

6. Endlich muß die Artenmenge erwähnt werden, die teilweise ein Ergebnis des Kampfes der Arten untereinander um den Platz ist; dieser Kampf kann in hohem Grade gestört werden und wird vom Menschen in der Tat gestört. In einigen Vereinen herrscht immer eine bestimmte einzelne Art vor (Fichtenwälder, Rotbuchenwälder, nordische Zwergstrauchheiden usw.); in anderen ist die Mischung außerordentlich groß. Reich an Arten ist die Vegetation warmer Länder, z. B. die Macchien des Kaplandes, dürftig z. B. die nordeuropäischen Pflanzen-

---

[1]) Yapp 1912. Vergl. auch G. Kraus 1911; Fuller 1911.

[2]) Hier mag noch hingewiesen werden auf Ebermayer; Dachnowsky 1911; Scherff 1912.

vereine. Daß günstigere Lebensbedingungen eine mannigfaltigere Flora hervorrufen, ist deutlich; oft spielen gewiß auch geologische Gründe mit[1]).

Mit wachsender Artenmenge steigt in der Regel gewiß die Menge verschiedener Lebensformen; obenan steht der feuchtwarme Tropenwald, der seinen unendlichen Reichtum wohl namentlich dem Umstande verdankt, daß er sich in langen Erdperioden in ungestörter Ruhe entwickeln konnte[2]).

Daß die Artenmenge unter anderem von den Kampfmitteln der einzelnen Arten abhängt, ist schon Kap. 36 angedeutet worden. Einige Arten treten leicht in dichten, an Individuen reichen Massen auf, andere findet man überall nur in zerstreuten Individuen. Viele Arten können in verschiedenen Vereinen auftreten, weil ihre Lebensansprüche innerhalb weiter Grenzen liegen, und weil sie desto mehr Standorte bewohnen können, je weiter die Grenzen sind. Viele der abgehärtetsten und genügsamsten Arten könnten die meisten Standorte erobern, finden sich aber oft gleichwohl nur auf wenigen, weil sie von den besseren Standorten verdrängt werden. Je eigentümlicher und ungewöhnlicher ein Standort ist, desto gleichartiger wird seine Vegetation im allgemeinen sein, weil in der Regel nur wenige Arten so besonders angepaßt sind, daß sie auf ihm wachsen können.

Beim Studium der Vegetation eines bestimmten Gebietes in floristisch-geographischer Hinsicht ist es notwendig, die relative Menge der verschiedenen Arten zu bezeichnen. Drude[3]) gebraucht folgende Ausdrücke: *soc.* (*sociales*), den Grundton in der Vegetation angebend; *gr.* (*gregariae*), Arten, die in kleinen Herden auftreten, so daß sie gewissermaßen eigene, kleine Bestände in der Hauptvegetation bilden; *cop.* (*copiosae*, mit verschiedenen Graden: *cop.*^{3}, *cop.*^{2} und *cop.*^{1}, nach der abnehmenden Häufigkeit), Pflanzen, die zwischen die vorhingenannten mit geringerer Häufigkeit eingestreut sind; *sp.* (*sparsae*), Pflanzen, die hier und da vereinzelt auftreten; *sol.* (*solitariae*), ganz einzeln auftretende Pflanzen. Endlich können diese Bezeichnungen vereinigt werden, z. B. *sol. gr.* (*solitarie gregariae*) für eine einzelne Herde einer Art.

Die relative Zahl der Arten in einem Vereine muß bei genaueren wissenschaftlichen Untersuchungen zahlenmäßig angegeben werden.

---

[1]) Um Lagoa Santa in Brasilien wachsen auf etwa 3 Quadratmeilen ca. 3000 Arten von Gefäßpflanzen (über 2600 sind bestimmt worden, mindestens 400 müssen als nicht gesammelt angesehen werden). Hiervon finden sich in den Wäldern ca. 1600 Arten, auf den Campos ca. 800, wovon 400 resp. 90 Bäume sind, und doch ist das Waldgebiet viel kleiner als das Camposgebiet und wesentlich auf die Täler beschränkt, wo es allen Wasserläufen als Einfassung folgt. Der Grund dieses Reichtums muß wohl in den physikalischen Verhältnissen (größere Feuchtigkeit, reichere Nahrung, namentlich Humus usw.) gesucht werden; aber vielleicht spielen auch hier geologische Gründe eine Rolle, indem die Waldflora wahrscheinlich die älteste ist, und die Camposflora später erst allmählich entstand, als sich Südamerika immer mehr über das Meer hob, und Brasilien daher ein mehr kontinentales und trockneres Klima erhielt (Warming 1892, 1899).

[2]) Warming 1899.

[3]) Drude 1889, 1890, 1896, 1913.

Verschiedene Vorschläge zur Berechnung der relativen Artenzahl und Individuenmenge der Vegetation sind gemacht worden[1]). Vergl. auch S. 300, 302 ff., Fig. 162.

Die leichteste statistische Methode zur Bezeichnung der relativen Häufigkeit der Arten hat Raunkiär[2]) angegeben. Auf einem quadratischen oder kreisrunden Feld von 0,1 qm zählt man alle vorkommenden Arten und teilt jeder einen Punkt zu. Nach Untersuchung von 50 Feldern summiert man die Punkte, die jede Art erhalten hat, und man hat dann Häufigkeitszahlen von 1—50 für jede Art. Raunkiär hat durch diese Methode eine große Menge von Assoziationen in Dänemark und den Mittelmeerländern studiert[3]). Vahl[4]) hat dieselbe Methode zu Studien

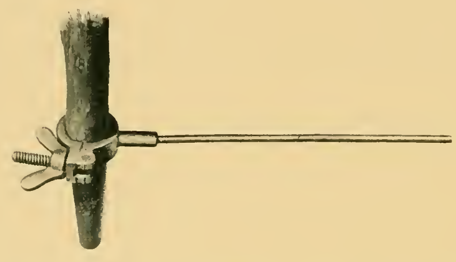


Fig. 169. Meßapparat von Raunkiär; besteht aus einem Ringe, von zwei Hälften gebildet, welche miteinander durch Gelenk vereinigt sind und durch eine Schraube an einem hölzernen Spazierstock in jeder beliebigen Höhe befestigt werden können. Auf der einen Seite des Ringes ist eine Metallstange festgemacht; die Länge desselben ist so groß, daß der Abstand von der Medianlinie des Stockes zum Ende der Stange einem Radius gleich ist, mit welchem ein Kreis geschlagen werden kann, der $^{1}/_{10}$ Quadratmeter Fläche umfaßt. (Raunkiär 1912.)

verschiedener Assoziationen in Schweden benutzt, auch die Häufigkeitszahlen für die verschiedenen Lebensformen einer Assoziation festgestellt, um dadurch die Assoziationen genau charakterisieren zu können. Ebenso hat Hanna Resvoll-Holmsen in Norwegen viele statistische Aufnahmen nach dieser Methode gemacht.

Durch solche sorgfältige statistische Untersuchungen entdeckt man bisweilen kleine Arten, welche sich unter höherer Vegetation verbergen

---

[1]) Vergl. Stebler und Schröter 1892; Clements 1905, 1907; Oliver and Tansley 1904; W. G. Smith in Journ. of Ecology I: 22; Jaccard 1902, 1907 und viele andere Arbeiten (vergl. Bot. Centralbl. **107**, 284 und IIIe Congrès internat. 1910 Bruxelles). Jaccard hat u. a. die Größe des generischen Koeffizienten in den verschiedenen Vereinen sorgfältig untersucht.

[2]) Raunkiär 1912 (vergl. auch 1908, 1909 a).

[3]) Raunkiär 1909, 1910, 1913, 1914.

[4]) Vahl 1911, 1912, 1913.

und oft numerisch weit zahlreicher als diese sind. Es zeigt dies, daß die Zahlenverhältnisse nicht die Physiognomie zu bestimmen brauchen und daß sie nie eine absolut dominierende Rolle spielen dürfen.

39. Kap. **Formationen**

Die großen Klassen der Standorte sind in Kap. 37 so gut wie möglich abgegrenzt. Innerhalb jeder Klasse gibt es nun eine ungeheure Menge von Pflanzenvereinen, welche physiognomisch wie floristisch voneinander verschieden sind und durch gewisse Standortseigentümlichkeiten hervorgerufen werden. Im vorigen Kapitel wurde erwähnt, durch welche Umstände diese physiognomischen Verschiedenheiten hervorgerufen werden. Den allerwichtigsten Faktor bilden die Lebensformen der Arten (S. 5, 154), da von diesen nicht nur die Physiognomie an und für sich, sondern auch mehr oder weniger die Dichtigkeit der Vereine, die Höhe der Vegetation und die periodischen Erscheinungen derselben abhängen.

In dem Bestreben, diese Menge von Vereinen der Übersichtlichkeit halber zu gruppieren und die Gruppen zu benennen, dürfte es als das Natürlichste erscheinen, die Physiognomie der Lebensformen, wissenschaftlich genommen, d. h. als Ausdruck bestimmter Lebensbedingungen, als Grundlage zu benutzen, und die Vereine nach den Lebensformen zu benennen: Vereine (Formationen) von Bäumen, Sträuchern, Zwergsträuchern, Halbsträuchern, Hochstauden, Kleinstauden, Moosen, Flechten, Algen usw. Bei der Benennung werden überall, soweit möglich, die volkstümlichen Bezeichnungen benutzt werden.

·Diese Aufgabe ist mit sehr großen Schwierigkeiten verknüpft, die eben in der Natur der Sache liegen, weil es nirgends scharfe Grenzen gibt. Daher werden denn auch die subjektiven Auffassungen der einzelnen Beobachter eine ungeheuer große Rolle spielen. Es sind diese Wahrheiten wohl auch allgemein anerkannt[1]).

Oben (S. 307) wurde erwähnt, daß die Botaniker jetzt, mit sehr wenigen Ausnahmen, darüber einig sind: die Formation als den ökologischen Ausdruck bestimmter, klimatischer und edaphischer Lebensbedingungen zu betrachten, welcher nichts mit floristischen Verschiedenheiten zu tun hat; daß jede Formation aber aus Assoziationen besteht, welche in ihrer floristischen Zusammensetzung verschieden sein können.

---

[1]) Z. B. schreibt Tansley: „A short and easy road to natural classification of vegetation units can no more be found than a short and easy road to a natural classification of species.“

Formation. Der Ausdruck „Formation“ oder „Vegetationsformation“ wurde von Grisebach 1838 eingeführt. Er schreibt: „Ich möchte eine Gruppe von Pflanzen, die einen abgeschlossenen physiognomischen Charakter trägt, wie eine Wiese, ein Wald usw., eine pflanzengeographische Formation nennen. Sie wird bald durch eine einzige gesellige Art, bald durch einen Komplex von vorherrschenden Arten derselben Familie charakterisiert, bald zeigt sie ein Aggregat von Arten, die, mannigfaltig in ihrer Organisation, doch eine gemeinsame Eigentümlichkeit haben, wie die Alpentriften fast nur aus perennierenden Kräutern bestehen.“

Es kann kein Zweifel darüber sein, daß Grisebach den physiognomischen Charakter, zustande gebracht durch ökologische Anpassung, als entscheidend hervorhebt (siehe „perennierende Kräuter“, „gemeinsame Eigentümlichkeiten“). Der Begriff „Formation“ in diesem Buche schließt sich am nächsten an den Grisebachs.

Eine andere, viel engere Begriffsbestimmung von „Formation“ ist die von Hult[1]); er stellte etwa ein halbes Hundert „Formationen“ für das nördliche Finnland auf; er hat z. B. eine *Empetrum*-Formation, eine *Phyllodoce*-F., eine *Azalea*-F., eine *Betula nana*-F., eine *Juncus trifidus*-F., eine *Carex rupestris*-F., eine *Nardus*-F., eine *Scirpus caespitosus*-F. usw. — also kleine, floristisch bezeichnete Gesellschaften ohne ökologische Rücksichten, dem modernen Begriff der „Assoziation“ entsprechend.

Dies führt zu einer Zerspaltung der Vegetation nach lokal herrschenden Arten, wodurch die Übersicht und das Gesamtbild leicht verloren gehen, und wobei Vereine mit derselben Haushaltung, also natürlich zusammengehörige, nicht als solche erkannt werden können. Diese Begriffsbestimmung von „Formation“ wird jetzt auch allgemein verlassen. Vergl. auch später unter „Assoziation“.

Eine etwas abweichende Begrenzung des Begriffes „Formation“ wird namentlich von englischen Botanikern gegeben[2]). Auch sie begründen den Begriff „Formation“ auf dem Wesen des Standortes. Aber sie legen Gewicht darauf, daß man auf ganz demselben Boden und unter ganz demselben Klima sehr verschiedene Typen von Pflanzenvereinen vorfinden kann, z. B. eine Waldassoziation, eine Gebüschassoziation, eine Wiesenassoziation usw. (für welche Assoziationen also die Lebensformen die Grundlage bieten), und diese Assoziationen bestreben sich räumlich und zeitlich eine bestimmte Entwickelung durchzuführen, so daß sie zuletzt alle in den höchsten Typus, in einen Hauptverein, welcher unter den gegebenen Bedingungen möglich ist, zusammenfließen. Es werden also alle Vereinstypen, welche genetisch verbunden werden können, als Phasen einer einzigen Formation aufgefaßt. Die genannten Forscher scheiden denn auch zwischen progressiven und regressiven Formationen.

[1]) Hult 1881, 1887.

[2]) Moss 1906, 1907, 1910, 1913; Tansley 1909, 1911; cfr. Flahault und Schröter 1910.

Es liegt dieser Auffassung der richtige Gesichtspunkt zugrunde, daß man vielfach in der Natur eine Entwickelung von dem einen Verein zu einem anderen beobachten kann, bis die Entwickelung mit einer „Climax"-Formation zu Ende gebracht wird („Successions" der amerikanischen Botaniker).

Abgesehen davon, daß solche Wandlungen wohl vorzugsweise dort vorkommen, wo der Mensch die ursprünglichen Naturverhältnisse geändert hat, durch Umhauen der Wälder, durch Bildung von Kultur- oder Halbkulturvereinen, welche verschwänden, wenn die menschliche Hand zurückgezogen würde, wird es praktisch sehr schwierig sein und oft weitläufige Studien erfordern die genetischen Verbindungen der einzelnen Vereine zu ermitteln und sie als Grundlage für Formations-Bestimmungen zu benutzen. Solche entwickelungsgeschichtlichen Studien der Vegetation werden wohl in vielen Fällen in einem gegebenen Gebiete durchgeführt werden können, aber wenn man einen Überblick über die Formationen der ganzen Welt erhalten will, wird die Sache sich wohl unmöglich durchführen lassen. Die Begriffsbestimmung wird sehr oft hypothetischen und subjektiven Meinungen Raum lassen. Wenn eine Vegetation sich von einem Typus zu einem anderen entwickelt, so wird dieses oft, ja wahrscheinlich gewöhnlich, mit durchgreifenden Änderungen der ökologischen Faktoren verknüpft sein, namentlich der Bodenverhältnisse: der Standort bleibt nicht konstant. Wo soll man dabei die Grenzen der Formation feststellen? wo hört die eine auf, und wo beginnt die andere? Wenn z. B. am Meeresstrande eine Marschwiese sich bildet, indem die Entwickelung mit einem Zosteretum anfängt, durch Salicornietum, Glycerietum usw. ganz allmählich weiter führt[1]), so ist eben dadurch die Grundlage für den Begriff der Formation — Einheit des Standortes — verloren gegangen. Auf ganz dieselbe Weise kann man an unzähligen anderen Lokalitäten einen fortschreitenden Wechsel beobachten. Siegrist[2]) schreibt über die Uferwälder der Aare in der Schweiz, daß vom versumpftesten Bruchwald bis zur trockenen, steppenähnlichen, nur mit spärlichen Sträuchern bedeckten Schotterfläche alle Übergangsstadien des durch edaphische Faktoren bedingten Waldes sich aufweisen lassen. Eine rückschreitende Formationsfolge (regressive Succession) haben wir z. B., wenn einem Buchenwalde durch Rohhumusbildung die Selbstverjüngung unmöglich gemacht ist und er zuletzt der Calluna-Heide den Platz einräumen muß.

Das genetische Studium der Pflanzenvereine ist längst als ein sehr verlockendes und anregendes anerkannt worden[3]); aber als Grundlage

---

[1]) Vergl. Warming 1906, und Kap. 51 (in diesem Buche).
[2]) Siegrist 1913, 1914.
[3]) Siehe auch Warming 1895, Abschnitt 7, oder die Ausgabe bei Graebner 1902.

für Formationsaufstellungen kann es entschieden nicht angewendet werden [1]).

Es wird das sicherste sein, die Formationen auf der Natur des Standorts und nach den die Vereine bildenden Lebensformen zu begründen. Die Physiognomie, wissenschaftlich vertieft, muß vom praktischen Standpunkte in erster Linie maßgebend sein für das, was als Formation aufzufassen ist. Danach erst kann man den genetischen Zusammenhang der verschiedenen Formationen nachweisen, — eine Aufgabe von größter wissenschaftlicher Bedeutung.

Typen von Formationen

Die Mehrzahl der vorher erwähnten Grundformen des Lebens sind imstande selbständige Formationen zu bilden, indem sie als herrschende Glieder der Vereine auftreten. Nach der vorherrschenden Lebensform (vergl. Kap. 22) wird die Formation benannt, und wenn mehrere Stockwerke vorkommen, wird es wohl immer der oberste sein, welches den Charakter der Formation bezeichnet. In einem Walde kann eine Menge von verschiedenen Lebensformen vereint sein — Algen, Moose, Flechten und Gefäßpflanzen mit epiphytischer Lebensweise, auf dem Boden Moose, Lichenen, Pilze, Kräuter, Kleinsträucher, Großsträucher, Lianen usw. — aber der Baumbestand ist das Tongebende, er gibt der Formation ihren Namen.

Die Haupttypen der Formationen sind nach den vorherrschenden Lebensformen folgende:

1. Mikrophytenformationen, namentlich im Wasser und in der Erde (hypogäische Pflanzen). Vergl. Kap. 18.

2. Wasserpflanzenformationen, vorzugsweise aus krautartigen Blütenpflanzen und größeren Algen gebildet.

3. Moosformationen. Schon hier kann von mehr als einem Stockwerke die Rede sein (Moosheiden usw.).

4. Flechtenformationen (Lichenenheiden, Tundren).

5. Krautformationen (Wiesen, Prärieen, Steppen usw.). Hier kann es zwei oder mehrere Stockwerke geben, nämlich eine niedrigere Vegetation von Thallophyten oder Moosen unter der höheren Kräutervegetation; und die Kräuter können sich wiederum in Stockwerke von verschiedener Höhe gruppieren (Hochstauden, Kleinstauden). Man kann passend zwischen Kräutern und Gräsern unterscheiden (Gekräut, Gestände, Gehälm, Geblätt und Geäß bei Höck [2])).

---

[1]) Vergl. auch Flahault und Schröter 1910.

[2]) Höck 1896.

6. Zwergstrauch- und Halbstrauchformationen, mit Kräutern gemischt, die bisweilen sogar höher wachsen als die Zwerg- und die Halbsträucher. Die länger dauernden holzigen Elemente sind jedoch in der Überzahl, und unter ihnen können mehrere, von den zuerst genannten Formationen, als Stockwerke auftreten. Die Vereine der Zwergsträucher und der Halbsträucher nennt man auch Gesträuche; sie können die Erde dicht bedecken (Callunetum, Vaccinietum, Garrigue, Cistetum usw.).

7. Gebüsche oder dichte Vereine von Sträuchern, d. h. von höheren, verholzenden, vielstämmigen Pflanzen. Hier können schon Epiphyten und Lianen auftreten, und unter dem höchsten Stockwerke können die vorher genannten Vegetationsformen vorkommen. Die Bodenvegetation ist oft sehr dürftig, weil der Schatten der Sträucher zu dicht ist. Viele Gebüsche sind eigentlich nur degenerierte Wälder und lassen überhaupt schlechte Lebensbedingungen erkennen.

8. Wälder. Die vorherrschende Lebensform ist der Baum. Die Wälder stellen die höchste Stufe der Formationsbildung dar; es sind geschlossene Formationen, welche in vielen Fällen Schlußbildungen (Climax-Formationen) sind. Sie zeigen die größte Mannigfaltigkeit der Lebensformen und die meisten Stockwerke. Die Zahl der Schichten hängt von der Stärke des Lichtes und dem Grade der Feuchtigkeit ab[1]).

Im Walde finden sich Lichtpflanzen und Schattenpflanzen bisweilen mit großem Bauunterschiede (vergl. Kap. 2, 26). Die Vegetation des Waldbodens hängt von der Beleuchtung, die durch die Baumkronen mehr oder weniger geschwächt wird, von der Luftfeuchtigkeit, von der Bodenfeuchtigkeit, vom Humus u. a. ab. Die stark Schatten gebenden, dicht wachsenden Arten (wie Rotbuche, Fichte, Weißtanne usw.; vergl. S. 19) haben nur eine sehr spärliche untere Vegetation, die Lichtbäume eine reichere, ganz nach ihrem Lichtbedarf. Die Waldränder können von dem Waldinneren floristisch nicht wenig abweichen, weil die Lichtverhältnisse dort die Entwicklung vieler Arten zulassen, die hier nicht gedeihen können. Grevillius[2]) hat gefunden, daß die hohen Kräuter in lichten skandinavischen Wäldern auf verschiedene Typen zurückgeführt werden können, die voneinander durch die Anordnung des floralen Systemes, die Form und die Stellung der assimilierenden Organe, die Innovation, die Blütezeit, die Verteilung in verschiedene Niveaus des gemeinsamen Pflanzenvereines abweichen.

Ein Wald wird somit gewissermaßen aus verschiedenen Formationen zusammengesetzt, welche ökologisch und floristisch von den obersten Schichten beeinflußt werden, aber bisweilen mit großer Deutlichkeit hervortreten. In vielen Wäldern ist der Boden mit Teppichen von

---

[1]) Vergl. u. a. Clements 1907.

[2]) Grevillius 1894.

Moosen oder Flechten oder auch Kräutern und Gräsern usw. bedeckt, welche in Übereinstimmung mit kleineren Verschiedenheiten des Bodens, namentlich der Feuchtigkeit desselben, kleinere Verschiedenheiten (Varietäten und „Facies") zeigen.

In dem einen Kiefernwalde (Pinetum silvestris) z. B. findet sich eine Bodendecke von Moosen, in einem anderen von Flechten, in einem dritten von Stauden, in einem vierten von Zwergsträuchern (*Calluna vulgaris* u. a.) oder von Sträuchern (z. B. *Juniperus communis*), und der Wald kann danach durch eine Hinzufügung zur Assoziationsbezeichnung näher charakterisiert werden (Pinetum silvestris muscosum oder hylocomiosum, P. s. lichenosum oder cladinosum, P. s. herbosum oder *graminosum* (z. B. von *Aera flexuosa* oder *Carex arenaria*), resp. P. s. suffruticosum, fruticosum usw.

Cajander[1]) hat die Meinung ausgesprochen, daß die ökologischen Verhältnisse der Wälder schärfer durch ihre Bodenvegetation bezeichnet werden können als durch die Art des Baumes. Er unterscheidet z. B. in Finnland drei Waldtypen durch eine geringe Zahl von immer vorhandenen Leitpflanzen, nämlich, mit aufsteigender Bonität: den *Calluna*-Typus, den *Myrtillus*-Typus und den *Oxalis*-Typus.

Indem die Vereinsformen jetzt hier in dieser Reihenfolge (1—8) angeführt werden, ungefähr in der umgekehrten wie bei Grisebach[2]) und Drude[3]), wird (vielleicht) der eigene, fortschreitende Entwicklungsgang der Natur von niedrigeren zu höheren, von offeneren zu geschlosseneren Vereinen, von dürftigeren zu günstigeren Verhältnissen angegeben; jedenfalls müssen die Wälder als Schlußglieder gesetzt werden, weil die Vegetation eines Bodens tatsächlich mit ihnen endigen würde, wo die Bedingungen für das Pflanzenleben überhaupt günstig sind (vergl. Kap. 67 den 4. Abschn.). Die Wälder sind auch die Pflanzenvereine, die in die umgebende Natur am stärksten eingreifen; dadurch, daß sie Schutz geben und die Feuchtigkeitsverhältnisse verändern, fördern sie die eine Art von Vegetation und hemmen die andere, nach der verschiedenen Art und der Dichtigkeit des Waldes selbst in verschiedener Weise.

Innerhalb der in Kap. 37 (S. 319) und Abschnitt 4 angeführten Standortsklassen werden[4]) die Formationen denn auch, soweit möglich, in derselben Reihenfolge angeführt. Dieses geschieht in der Überlegung, daß vielleicht die genetische Folge innerhalb der Standortsklasse, wenn „Successions" stattfinden, dadurch angegeben werden kann.

Weiter muß noch die Schwierigkeit erwähnt werden, welche darin besteht, daß es sehr oft sehr zweifelhaft ist, wie weit man die Trennung

---

[1]) Cajander 1909 b.

[2]) Grisebach 1872.

[3]) Drude 1888, 1890.

[4]) Wie 1909 in Warmings Oecology.

der Vereine führen soll. Auf demselben oder auf einem ganz entsprechenden Boden kann man in verschiedenen Gegenden, was die auftretenden Lebensformen betrifft, kleine Verschiedenheiten beobachten. Es finden sich an den schlammigen oder sonnigen Küsten von Nordeuropa z. B. Vereine von Salicornien. An den östlichen Küsten der Nordsee ist es nur die einjährige *Salicornia herbacea*, welche im Überflutungsgebiete Pflanzenvereine bildet (Fig. 170); an den „salzigen Ästuarien-Ebenen Südenglands und Nordfrankreichs" kommt nach den Worten von Tansley und Moss[1]) ein Verein von Halbsträuchern (*Salicornia radicans*



Fig. 170. *Salicornia herbacea* (hier auf Sandboden) und ein Exemplar von *Glyceria maritima*. Fanö. (Phot. Warming; 1906.)

und *S. lignosa*), weiter ein anderer von einjährigen *Salicornia*-Arten und ein dritter mit einer Mischung dieser beiden Lebensformen vor. In den ganz entsprechenden Standorten der mediterranen und der westindischen Küsten[2]) kommt dieselbe Halbstrauchformation aus teilweise anderen *Salicornia*-Arten vor (Fig. 171). Die edaphischen Verhältnisse scheinen ganz dieselben zu sein, die klimatischen sind aber sehr verschieden; wahrscheinlich sind es unter anderem die Eisverhältnisse, welche im Winter in den Überflutungsgebieten der Nordseeküsten die Entwickelung der halbstrauchartigen wie überhaupt der ausdauernden *Salicornia*-Assoziationen

[1]) Vergl. Flahault und Schröter 1910.

[2]) Vergl. Bilder und Text bei Börgesen 1909; Raunkiär 1909a, 1914.

verhindern, wogegen die einjährigen, welche ihre Samen im schlammigen Boden durch Hakenbürsten befestigen, den Platz behaupten können. Man muß es unbedingt vorziehen, die aus einjährigen Arten gebildeten Vereine von den aus halbstrauchartigen gebildeten als zwei besondere, aber allerdings nahe verwandte, Formationen aufzufassen: die Standorte sind verschieden, die Lebensformen ebenso. Daß Mischungen derselben



Fig. 171. Ansicht der Mitte von Krausses Lagune (St. Croix, Dänisch-Westindien). Die das Wasser umfassende Vegetation besteht aus *Salicornia, Sesuvium* usw. Im Wasser sind aufsprossende Mangrove-Pflanzen sichtbar. (Phot. F. Börgesen; 1909.)

in den Grenzgebieten vorkommen, ist zu erwarten[1]). Auf denselben oder nahe verwandten Standorten der Nordseeküsten kommen noch andere einjährige Chenopodiaceenvereine vor[2]), während die subtropischen und tropischen Küsten wahrscheinlich keine solche haben.

---

[1]) Tansley und Moss sagen über diesen Fall: „Dieses Beispiel beweist schlagend die Künstlichkeit der Einteilung nach Wuchsformen auf identischen oder nahe verwandten Standorten." (Vergl. Flahault und Schröter 1910).

[2]) Warming 1906.

Übrigens wird es für die Zukunft gerade eine wichtige ökologische Aufgabe sein, die identischen Standorte der Erde genau vergleichend zu studieren. Was die hier erwähnten Standorte der Überflutungsgebiete (Ästuarien-Standorte) betrifft, so wird es z. B. von großem Interesse sein, die wahrscheinlich fast identischen nordeuropäischen mit denen von *Spartina stricta* u. a. Arten der Küsten von New Yersey zu vergleichen.

Während hier die Formationen zuerst nach Standorten vereinigt werden, danach innerhalb dieser nach Lebensformen getrennt, haben Brockmann-Jerosch und Rübel[1]) neuerdings versucht, ein System der Pflanzenformationen aufzustellen, und zwar stellen sie dabei die Forderung auf, daß das System sich ohne eingehendes Studium anwenden läßt, seine Methode soll „induktiv" sein[2]). Sie kritisieren die von uns (Warming und Graebner) zugrunde gelegten Ideen und schlagen folgende Einteilung vor, die unserer Meinung nach sich mindestens ebensoviel von einer natürlichen entfernt, wie die übrigen Systeme und dem Studierenden kein klares Bild der Verhältnisse geben kann (vergl. bes. den II. Vegetationstypus).

I. Vegetationstypus: *Lignosa*, Gehölze.

Die Formationsklassen der *Lignosa:*

1. Formationsklasse: *Pluviilignosa,* Regengehölze.
2. „ *Laurilignosa,* Lorbeergehölze.
3. „ *Durilignosa,* Hartlaubgehölze.
4. „ *Ericilignosa,* Heidegehölze.
5. „ *Deciduilignosa,* Falllaubgehölze.
6. „ *Conilignosa,* Nadelgehölze.

Die Formationsgruppen der *Lignosa:*

1. Formationsgruppe: *Pluvisilvae,* Regenwälder.
2. „ *Pluviifruticeta,* Regengebüsche.
3. „ *Laurisilvae,* Lorbeerwälder.
4. „ *Laurifruticeta,* Lorbeergebüsche.
5. „ *Durisilvae,* Hartlaubwälder.
6. „ *Durifruticeta,* Hartlaubgebüsche.
7. „ *Ericifruticeta,* Heiden.
8. „ *Aestatisilvae,* Sommerwälder.
9. „ *Aestatifruticeta,* Sommergebüsche.
10. „ *Hemisilvae,* Monsunwälder.
11. „ *Conisilvae,* Nadelwälder.
12. „ *Conifruticeta,* Nadelholzgebüsche.

II. Vegetationstypus: *Prata*, Wiesen.

Die Formationsklassen der *Prata:*

1. Formationsklasse: *Terriprata,* Bodenwiesen.
2. „ *Aquiprata,* Sumpfwiesen.
3. „ *Sphagniprata,* Hochmoor.

[1]) Brockmann-Jerosch und Rübel 1912; Nachträge Rübel 1915.

[2]) Gradmann 1909.

Die Formationsgruppen der *Prata:*

1. Formationsgruppe: *Duriprata,* Hartwiesen.
2. „ *Sempervirentiprata,* immergrüne Wiesen.
3. „ *Altoherbiprata,* Hochstaudenwiesen.
4. „ *Emersiprata,* emerse Sumpfwiesen.
5. „ *Submersiprata,* submerse Sumpfwiesen.

III. Vegetationstypus: *Deserta,* Einöden.

1. Formationsklasse: *Siccideserta,* Steppen.
2. „ *Siccissimideserta,* Wüsten.
3. „ *Frigorideserta,* Kälteeinöden.
4. „ *Litorideserta,* Strandsteppen.
5. „ *Mobilideserta,* Wandereinöden.

IV. Vegetationstypus: *Phytoplankton.*

Eine ähnliche Einteilung nach Lebensformen hat übrigens längst Kabsch versucht. Gewissermaßen hat auch Kerner 1891, S. 821, dieselben Prinzipien für Aufstellung von neuen Pflanzenvereinen durchgeführt. In der „Ecology of plants“ 1909 hat Warming dieselbe Art der Einteilung besprochen. Er schrieb: Weshalb nicht die Lebensformen benutzen als Grundlage für die Klassen? Man könnte dann folgende Klassen aufstellen: Waldformationen, Strauchformationen, Zwergstrauchformationen, Staudenformationen, Moosformationen, Algenformationen. Innerhalb jeder von diesen Klassen könnte man dann ferner scheiden zwischen hygrophilen, mesophilen und xerophilen Formationen. Von einem morphologischen Standpunkte meint er, würde dieses ein gewisses Interesse haben, aber von einem pflanzengeographischen muß es verworfen werden, weil ökologisch nahe verwandte Formationen voneinander gerissen werden. Auf natürlich verwandten Standorten können verschiedene Assoziationen von Lebensformen zur Ausbildung kommen, und die müssen in dieselbe Klasse vereinigt werden. Ein System wie das von Brockmann-Jerosch und Rübel wird von einer genetischen Ökologie gar keine Vorstellung geben können.

Zur genauen Bezeichnung einer Formation, um sogleich über den Rang der betreffenden Pflanzengesellschaft orientiert zu sein, hat Moss vorgeschlagen, das Suffix —ion dem Namen derselben anzufügen; also sollte z. B. eine Sandpflanzenformation: Arenarion benannt werden[1]. Diels[2] hat das Suffix —ium zu griechischen Namen gefügt (z. B. Thalassium = Meeresvegetation, Hygrodrymium = Regenwald usw.). Es ist wohl zweifelhaft, ob solche fremde Namen notwendig sind; für viele Menschen werden sie jedenfalls recht unverständlich sein.

Je nachdem bestimmte Lebensformen in einer Formation allein oder in verschiedenen Kombinationen vorkommen, haben wir zwischen einfachen und zusammengesetzten Formationen zu unterscheiden.

Zusammengesetzte und gemischte Formationen müssen wohl auseinandergehalten werden.

Von den zusammengesetzten Formationen war soeben beim Walde die Rede; bei ihm zeigt sich oft mit besonderer Deutlichkeit, wie ver-

[1] Moss 1910.
[2] Diels 1908.

schiedene Lebensformen und Formationen, letztere sogar mitunter in einiger Ausdehnung, zu einem einheitlichen Ganzen vereinigt erscheinen. Ein anderes Beispiel liefern etwa die Rohrgrasbestände, die aus verschiedenen fast durchweg monokotylischen Kräutern gebildet werden, die ausdauernd sind und gesellig leben; ihre Tracht kann mitunter recht verschiedenartig sein. Zwischen diesen wachsen nun am Grunde oder gar im freien Wasser ganz andere Lebensformen, die man als untergeordnete Pflanzengemeinschaften (subordinate communities) bezeichnen kann. Diese Gemeinschaften können zusammengesetzt sein aus Schizophyceen, Plankton, Pleuston und am Boden wurzelnden Wasser-



Fig. 172. Gebüsch am Ufer von Amu Daria in der transkaspischen Wüste. Im Hintergrunde *Tamarix* und *Erianthus Ravennae* (rechts); im Vordergrunde *Alhagi camelorum*, *Lycium Ruthenicum* und *Halostachys Caspica*. (Ove Paulsen; 1911.)

pflanzen (s. Limnaeen-Vereinklasse) und sind in ihrer Zusammensetzung mehr oder weniger durch die herrschende Vegetation beeinflußt. Im Walde sind ebenso die verschiedenen niedrigeren Stockwerke von solchen Lebensformen zusammengesetzt, welche in den meisten Fällen imstande sind, selbständige und charakteristische Formationen zu bilden, so z. B. Gebüsche, Heide, Grasland, Moosformationen und andere, aber in beiden Fällen würden die dann vorkommenden Arten meist etwas verschieden sein. Für die im Waldesschatten oder unter anderen großen Pflanzen wachsenden Arten sind wirksam nicht nur die Faktoren der Beleuchtung, sondern auch die größere oder geringere Feuchtigkeit des Bodens und der Lufttemperatnr usw. gegenüber einer entsprechenden offenen Formation. Als Beispiel für eine Pflanze, die sowohl untergeordnete als offene herrschende Vereine bilden kann, sei *Calluna* genannt. Diese Art

herrscht auf den weiten mit ihren Zwergsträuchern dicht bedeckten Flächen, den Heiden, kann aber auch in den Kiefernwäldern als Untervegetation große Bestände bilden (in den kontinentalen Klimaten nur so).

Eine aus mehreren Stockwerken zusammengesetzte Formation kann auch aus verschiedenen Typen, etwa Xerophyten und Mesophyten, gebildet werden; z. B. gibt es Wälder aus Hartlaubbäumen mit ausgeprägten xeromorphen Arten des oberen Stockwerks und mesomorphen Arten als Unterwuchs. Dieser Wald stellt also eine zusammengesetzte Formation dar.

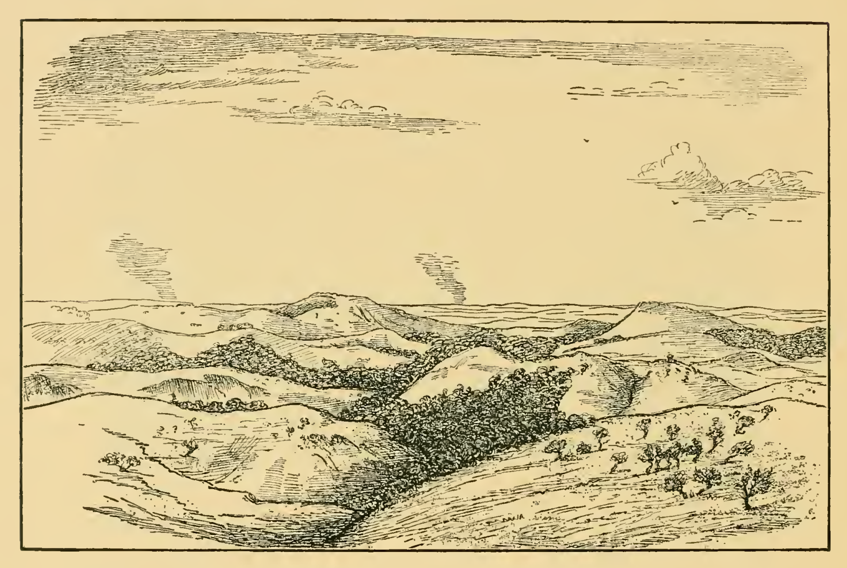


Fig. 172. Gegend in der Nähe von Lagoa Santa im Staate Minas geraes, Brasilien. Aussicht gegen Norden, gegen das Tal des Rio das Velhas. Die Niederungen sind mit Wald erfüllt; alle Anhöhen sind mit Campos bekleidet, teils offene Grascampos ohne Bäume, teils solche mit zerstreuten, gekrümmten Bäumen. In der Ferne Campos- oder Waldbrände. (Gez. von Eug. Warming.)

Gemischte Standorte

Überall in der Welt finden wir stark kontrastierende Formationen nebeneinander, z. B. Oasen oder Gebüsch und Wälder mitten in den Wüsten, dort wo das Grundwasser erreicht werden kann. In den transkaspischen Wüsten findet sich solche z. B. längs dem Amudaria[1]) Fig. 172.

[1]) O. Paulsen 1912.

In den hügeligen Camposgegenden des inneren Brasiliens, etwa um Lagoa Santa, finden sich die Wälder überall in den Tälern und längs der Wasserläufe, weil hier die Bodenfeuchtigkeit größer ist und anscheinend das Grundwasser erreicht werden kann; Fig. 172. Was hier im großen der Fall ist, finden wir vielfach auf kleinem, ja auf kleinstem Raume. Man sieht oft sehr kleine Stücke oder Ausschnitte einer Formation in einer anderen größeren eingestreuet, wenn z. B. Gletscherblöcke mit Flechten und Moosen bewachsen mitten im Walde oder am



Fig. 174. Hottentottenschädel mit einem darin wachsenden *Cotyledon*; so in der fast vegetationslosen Wüste von Deutsch-Südwestafrika gefunden, als Beispiel für Veränderung „im kleinsten Raume" durch das im Schädel gesammelte Wasser. Original noch im Botanischen Garten Dahlem. (Nach Ledien.)

Meeresufer zwischen der Salzvegetation vorkommen, oder wenn ganz kleine Wassertümpel mit Algen in einem Grasfelde liegen. Besonders mosaikartig wird die Vegetation dort, wo im seichten Wasser an unseren Küsten große Massen von Steinen, die aus den ehemaligen Gletschern herrühren, sich angesammelt haben; während die Steine mit Algen bewachsen sind oder vielleicht so hoch hervorragen, daß sie oben auch Flechten als Repräsentanten der Felsvegetation tragen können, ist der Sandboden des Wassers mit den Mitgliedern der Seegrasformation bedeckt (Fig. 175, 176).



Fig. 175. Am Strande liegen teils auf dem Lande, teils im Wasser ungeheure Mengen von Steinen, die im Laufe der Zeit aus den alten Moränen der Eiszeit durch Bespülung der Küste freigelegt worden sind. Die im Wasser liegenden tragen unten Algen, oben teilweise krustenförmige Flechten, während der Sandboden zwischen ihnen mit Characeen, Zostera, Ruppia und *Zannichellia* bewachsen ist. Auch sieht man im Wasser dunkle Flecken von *Fucus vesiculosus*, der auf untergetauchten Steinen befestigt ist. Südküste von Seeland. (Phot. Eug. Warming.)



Fig. 176. Strand auf der Insel Samsö im Kattegat. Gemischte Formationen von einer Felsformation (Flechten und Moose auf den Steinen) und einer Halbstrauchformation von *Artemisia maritima* (bis 0,5 m hoch) mit eingestreuten Kräutern und Gräsern (Phot. Eug. Warming.)

Derartige „gemischte Formationen“ finden sich vielfach in gebirgigen Gegenden oder auch in hügeligen Dünenlandschaften, wo das Terrain plötzlich und stark wechselt; dadurch ergibt sich ein ebenso

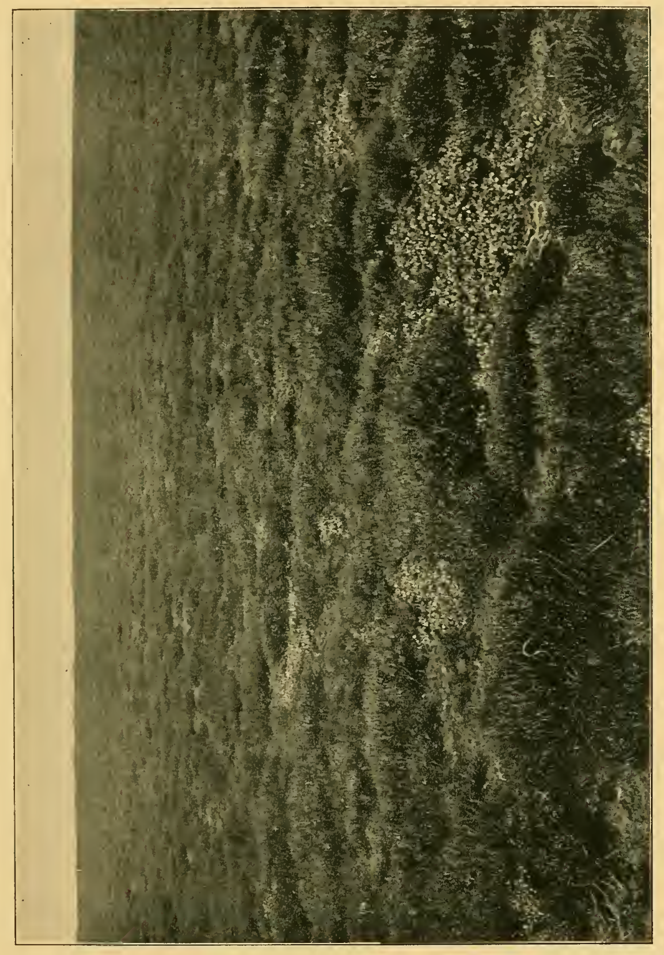


Fig. 177. Callunetum vulgaris in Jütland mit *Arctostaphylos uva ursi*, *Cladonia rangiferina* u. a. (Phot. Raunkiär; 1909.)

starker und plötzlicher Wechsel der edaphischen Verhältnisse. Man erinnere sich auch an G. Kraus' Untersuchungen über „Boden und Klima auf kleinstem Raume“. In den Dünen z. B. sind die Senkungen

zwischen den Sandhügeln oft von Flächen mit saftigen Wiesen erfüllt, da die Wurzeln der Pflanzen hier das Grundwasser erreichen können, oder es finden sich hier auch viele kleine Wassertümpel. Die Anhöhen dagegen sind mit offenen Formationen von grauer oder fahlgrüner Dünenvegetation oder mit bräunlichem Heidekraut bedeckt.

Je ebener und einförmiger der Boden über weite Strecken ist, desto deutlicher wird die Natur einer Formation zum Ausdruck kommen. Deshalb ist z. B. Westjütland mit seinen weiten Ebenen ein vorzügliches Studienobjekt (Fig. 177). Je kleiner die Stücke einer gemischten Formation sind, desto leichter verlieren sie ihren reinen Charakter und nehmen Elemente der fremden Formationen in sich auf. Ein Faktor ist besonders für Änderung und Mischung der Vegetation verantwortlich zu machen, nämlich der Mensch.

Es kann nebenbei bemerkt werden, daß je reicher eine Gegend an verschiedenen Standorten ist, desto reicher wird sie in floristischer Hinsicht werden.

Sekundäre Formationen. Unter den Begriff der sekundären Formationen können wir solche zusammenfassen, die durch menschliche Einflüsse entstanden sind[1]. Verschiedene dieser Vereine sind nur in ihrer Flora verändert worden; diese bezeichnet man als „Halbkulturformationen"; hierher zu rechnen ist auch ein Teil der norwestdeutschen Heideflächen, die durch weidende Tiere beeinflußt sind[2]. Andere Formationen entstehen dadurch, daß der Mensch den Wald zerstörte, um ihn in irgend einer Weise nutzbar zu machen. In dieser Weise soll z. B. der „Sibljak" in Serbien[3] entstanden sein, oder auch die Eichenkratts in Jütland, die *Tristegia glutinosa*-Grasländer in Brasilien[4]. Diese Formationen können nur durch die Kultur in ihrer Existenz erhalten werden und sind echte sekundäre Formationen.

Subformationen. Eine Anzahl verschiedener Formationen besitzen eine so große Ausdehnung, zeigen dabei verschiedene geringere ökologische, d. h. edaphische und klimatische Verschiedenheiten, so daß es passend erscheint, sie weiter in Subformationen einzuteilen, resp. als solche zu scheiden; genannt seien Plankton-Formation, dikotyler Wald usw., die so geteilt werden können[5].

Für die Einteilung der Wälder würde es maßgebend sein, ob die Bodenvegetation an einer oder zu verschiedenen Lebensformen gehört.

---

[1]) Warming 1892; Graebner 1909; hierher auch die „Substitute Association" von W. G. Smith 1905, S. 62.

[2]) E. H. L. Krause 1892, vergl. dagegen Graebner 1895 und später.

[3]) Nach Adamović 1902.

[4]) Warming 1892.

[5]) Vergl. auch Drude 1902.

Die Verschiedenheiten der Lebensformen in einem Walde können so groß sein, daß sie ein völlig anderes Bild ergeben können und daher einer Subformation entsprechen werden. Die Subformation als solche muß aber stets gerechtfertigt erscheinen durch ökologische Ursachen, als da etwa sind: die Tiefe, der Wassergehalt, die Art des Bodens oder auch andere Faktoren. Unsere zunehmende Kenntnis der ökologischen Dinge wird auf alle diese Fragen allmählich Licht werfen. Wie eine Unterscheidung von Subformationen geschehen soll, läßt sich im allgemeinen nicht sagen; es wird wohl vielfach von subjektivem Empfinden abhängen. Von „Association“ werden sie wohl schwer zu trennen sein[1]).

40. Kap. **Assoziationen**

Eine Assoziation ist „eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, welche dem Begriffe der Formation unterzuordnen ist“[2]). Eine Formation kann also nach den floristischen Verschiedenheiten in eine Reihe von Assoziationen A, B, C . . ., geteilt werden, und sie ist eben die Summe aller dieser. Die Formation der Zwergstrauchheiden ist in Europa und in den Polarländern aus denselben Lebensformen zusammengesetzt (Zwergsträuchern, Kräutern, Gräsern, Moosen, Algen, Flechten) und hat dieselbe Physiognomie (Fig. 177, 178); aber die Arten in Nordwest-Europa und in Grönland werden zum größten Teile ganz verschieden sein. Die grönländische und die nordwesteuropäische Heide sind „Assoziationen“ derselben Formation. Auf ganz dieselbe Weise kann man die Hochmoore, die Süßwassersümpfe, die Dünen, die laubwerfenden (sommergrünen) Wälder usw. behandeln. Die Alpenwiesen in der Schweiz entfalten nach Jaccard nicht auf einem Platze ihre gesamte Artenzahl; die Artenliste der Formation muß also aus den an mehreren verschiedenen Stellen wachsenden Pflanzen zusammengesetzt werden. Ein Kornfeld ist eine Kulturformation mit einjährigen oder einjährig überwinternden Arten, aber es lassen sich eine Reihe von verschiedenen Assoziationen unterscheiden, je nach den bestandbildenden Arten (Roggen, Weizen, Mais, Buchweizen usw.).

Zur Charakteristik einer Assoziation gehört notwendig eine Artenliste — eine alle Arten umfassende scheint allerdings überflüssig, wohl

---

[1]) Es ist sehr schwierig, für die verschiedenen Arten der Formationen angemessene Namen zu finden. Einige von den vielen Worten im allgemeinen Sprachgebrauch, also die Vulgärnamen, werden auch als wissenschaftliche Ausdrücke gebraucht, so z. B. Steppe, Prairie, Tundra, Caa Tinga, Alang Alang, Savanne und andere (vergl. Warburg 1900), aber viele Vulgärnamen sind unbrauchbar. Andere wissenschaftliche Namen sind neueren Datums, so z. B. Plankton (Hensen) und Garide (Chodat).

[2]) Flahault und Schröter 1910. Vergl. jedoch z. B. Th. Fries 1913.

aber ist eine der vorherrschenden oder der leitenden Pflanzen notwendig, der so viel wie möglich die anderen Arten beigefügt werden. Nicht nur Gefäßpflanzen sollen hier erwähnt werden, sondern auch Moose und Thallophyten. Zu einer genauen floristischen Charakteristik gehört dann weiter eine zahlenmäßige statistische Angabe der relativen Menge der Arten, nach irgend einer der statistischen Methoden ausgeführt (Clements, Oliver u. a.; vergl. S. 332). Die einfachste und leichteste Art der Messung scheint die von Raunkiär angewandte zu sein, welcher selbst eine sehr große Menge von Assoziationen (von ihm leider „Formationen“ benannt) aufgenommen hat. Für die Dichtigkeit der Vegetation gibt diese Methode indessen doch nicht die gewünschte Genauigkeit.

Es ist einleuchtend, daß die Assoziationen einer Formation zu Gruppen zusammengestellt werden können, je nach ihrer größeren oder geringeren floristischen Ähnlichkeit; dies berührt aber nicht den Charaktion der Formation, so lange die Lebensformen dieselben bleiben.

Das Studium einer Assoziation umfaßt somit folgende Momente:

1. Bestimmung des Charakters des Standortes, d. h. der dort herrschenden ökologischen Faktoren.

2. Die Aufstellung einer Artenliste, für die ganze Vegetationsperiode, mit einer Statistik der relativen Anzahl derselben und, wenn möglich, der Masse der Individuen.

3. Feststellung ihrer Physiognomie durch wissenschaftliche Bestimmung der Lebensformen und ihrer Anpassungen: darunter auch die geselligen Verhältnisse („komplementäre“ Vorkommnisse). Eine Assoziation wird ev. von einer einzigen (sozialen) Art oder von mehreren sozialen Arten von derselben oder ähnlicher Physiognomie gebildet.

4. Feststellung der Veränderungen der Vegetation im Anschluß an den Fortschritt der Jahreszeiten („seasonal aspects“ Clements).

Das Studium der Vegetation eines Ortes muß mit dem Studium der einzelnen Assoziationen anfangen, um dann induktiv weiterzuschreiten, ganz wie die systematischen Studien mit den einzelnen Arten beginnen und von diesen dann zur Bildung der Gattungen und Feststellung der höheren Einheiten fortschreiten. Die Assoziationen sind die Einheiten (die „Individuen“), aus denen man die Formationen bildet.

Der Name „Assoziation“ stammt von Humboldt[1]), der — allerdings recht unbestimmt — von „plantes associées“ sprach[2]). Später wurde der Name von A. P. De Candolle, Meyen u. a. benützt.

---

[1]) Humboldt 1807.

[2]) Die Pflanzengeographie wird von ihm folgendermaßen definiert: „C'est cette science qui considère les végétaux sous les rapports de leur association locale dans les différents climats.“



Fig. 178. Arktische Heide in Nordostgrönland. Assoziation von *Cassiope tetragona*. (Phot. Kapt. J. P. Koch.)

Schouw[1]) führte zur schnellen Bezeichnung einer „Assoziation" die Methode ein, das Suffix — etum einem Gattungsnamen beizufügen, indem er von: Ericeta, Rhododendreta, Arundineta, Pineta, Querceta, Fageta usw. sprach, um damit Assoziationen von *Erica*, *Rhododendron* usw. zu bezeichnen. Ihm folgte später Meyen und in neuester Zeit werden die Assoziationen vielfach auf diese kurze und klare Weise bezeichnet, wenn sie aus einer einzelnen vorherrschenden Art gebildet werden. Also z. B. Phragmitetum, Scirpetum, Typhetum usw. zur Bezeichnung von Assoziationen der Süßwassersümpfe.

Zur genaueren Bezeichnung der Assoziationen kann man nach dem Vorgange des finnischen Botanikers Cajander[2]) den Speziesnamen im Genetiv hinzufügen, als z. B. Scirpetum lacustris (d. h. von *Scirpus lacustris* gebildet), Typhetum angustifoliae (d. h. von *Typha angustifolia* gebildet), Pinetum silvestris usw. Diese Bezeichnungsweise entspricht dem volkstümlichen Gebrauche, wenn die Namen der Assoziationen von zwei Namen gebildet werden, von denen der eine die Formation, der andere die dominierende Art angibt. Er entspricht den Bezeichnungen wie Buchenwald, Birkenwald, Federgras-Wiese usw.

In vielen Fällen wird eine Assoziation nicht von einer einzelnen herrschenden, („dominierenden") oder sie physiognomisch charakterisierenden Art gebildet, sondern mehrere Arten haben sich in etwa gleichem Verhältnisse vereinigt, wohl deshalb weil sie unter den gegebenen äußeren Bedingungen gleich stark im Konkurrenzkampf sind. In diesem Falle wird die Assoziation durch Kombination von etwa zwei bis drei Namen zu bezeichnen sein, z. B. Scirpo-Typhetum, wenn Arten von *Scirpus* und *Typha* in annäherungsweise gleich großer Zahl die Vegetation bilden, oder man wird z. B. den Namen „mixtum" hinzufügen können (Coniferetum mixtum bei Brockm.-Jerosch u. Rübel).

Wie oben (S. 334) bemerkt wurde, wird die Bezeichnung „Formation" noch hie und da statt „Assoziation" für sehr kleine floristische Gesellschaften verwendet; gewöhnlich geschieht dies wohl aus alter Gewohnheit, insofern aber der Gedanke zugrunde liegt, daß floristische Verschiedenheiten fast stets mit Standortsverschiedenheiten verknüpft sind, weil die Pflanzen oft ein sehr feines Reagens auf edaphische Unterschiede sind, wird dieses eine Schwierigkeit in der ökologischen Systematik offenbaren; wenn aber die Lebensformen in solchen kleinen Vereinen dieselben sind und die Physiognomie im großen und ganzen dieselbe ist, dürfen solche floristische Differenzen nicht Veranlassung zur Benutzung der Bezeichnung „Formation" geben; solche kleine Vereine sind nur Assoziationen von einer sie alle umfassenden Formation oder Abänderungen von einer Assoziation.

---

[1]) De Candolle 1820; Schouw 1822; Meyen 1836.

[2]) Cajander 1903.

Abänderungen der Assoziationen. Die Assoziationen sind bei weitem nicht immer ganz gleich zusammengesetzt und auch physiognomisch oft nicht ganz gleichartig. Es kommen kleinere Verschiedenheiten vor. „Innerhalb derselben Assoziation“, sagen Flahault und Schröter[1]), „können lokale floristische Differenzen edaphischen oder genetischen oder selbst zufälligen Charakters zu Unterabteilungen Veranlassung geben (Subassoziationen, „patches“, „communities“, „societés“), die man mit aller gewünschten Sorgfalt beschreiben muß. Sie sind aber der Assoziation untergeordnet“.

Diese Verschiedenheiten sind nun zweierlei Art, man kann sie vielleicht als Varietäten und Facies bezeichnen.

Varietäten. Edaphische Varietäten. Es gibt z. B. von den nordeuropäischen Buchenwäldern, welche als eine Assoziation (Fagetum) innerhalb der Formation: Sommergrüne Laubwälder des kalttemperierten Klimas betrachtet werden müssen, zwei Varietäten, die eine mit mildem, neutralem Humusboden und einer reichen Bodenvegetation von *Anemone nemorosa* u. a. Arten, *Asperula odorata*, Arten von *Corydallis*, *Primula*, *Dentaria*, *Mercurialis*, *Stellaria nemorum* usw. Die andere hat sauren Rohhumus und trägt eine ganz andere Flora (*Aera flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus* usw.).

Diese zwei Varietäten, die als Fageta asperulosa und F. myrtillosa bezeichnet werden mögen, können sich dicht nebeneinander finden, ohne daß von klimatischen Verschiedenheiten die Rede sein kann; nur Bodendifferenzen geben zu ihrer Bildung Veranlassung, und durch geeignete Behandlung des Bodens, unter anderem durch Kalkbeimischung, kann Rohhumus wieder in andere, mildere Humusformen übergeführt werden und dadurch die Flora gänzlich geändert werden. Es wird am besten sein, solche Differenzierungen als Assoziations-Varietäten zu bezeichnen.

In ganz entsprechender Weise kann man Varietäten von anderen Baumassoziationen feststellen, z. B. von den *Pinus silvestris*-Wäldern, was früher erwähnt wurde, von den nordischen Birkenwäldern, die als Betuleta hylocomiosa, B. cladinosa usw. ausgebildet sind, von den Eichenwäldern usw. Moss[2]) spricht z. B. von vier verschiedenen „ground societies“ in den britischen Eichenwäldern. Solche Varietäten sind in diesen Fällen wohl allein durch Bodenverschiedenheiten bedingt. Einige Arten sind wenig wählerisch und können auf sehr verschiedener Unterlage vorkommen, z. B. *Calluna vulgaris* auf trockenem Sande und auf nassen Hochmooren, *Pinus montana* auf Hochmooren und auf Kalkboden usw.

---

[1]) Flahault und Schröter 1910.

[2]) Moss 1913.

Graebner[1]) unterscheidet unter der Heideformation verschiedene Assoziationen, nämlich: echte Heide (Callunetum) mit verschiedenen Varietäten, wie z. B. solche mit *Pulsatilla*, *Genista*, *Solidago* oder anderen vorherrschenden ausdauernden Kräutern. Woodhead[2]) hat dasselbe für die Bestände von *Pteridium aquilinum* gezeigt, er beschreibt ein Mesopteridetum, d. h. eine Assoziation von *Pteridium* mit *Holcus lanatus* und *Scilla festalis*, und ein Xeropteridetum, eine Assoziation von *Pteridium* mit *Calluna*, *Vaccinium myrtillus*, *Aera flexuosa* u. a.

Alle diese Fälle zeigen, daß eine Einteilung der Formationen nach Standorten ihre Übelstände haben kann, aber jede andere Einteilungsweise wird denselben Schwierigkeiten begegnen.

Geographische Varietäten. Die genannten Beispiele waren durch Bodenverschiedenheiten bedingt. Aber auch durch geographische und historische Ursachen werden Varietäten hervorgerufen werden, ohne daß von edaphischen Verschiedenheiten die Rede zu sein scheint. Z. B. schreibt Beck von Mannagetta[3]), daß *Pinus laricio* als Hochwaldbaum über ein so großes Gebiet verbreitet ist, daß die Bodenvegetation drei verschiedenen Florenbezirken angehört und zwar dem Pontischen, dem Baltischen und dem Mediterranen. Hier haben wir also drei geographische Varietäten. Höck hat eine Reihe von Untersuchungen über „Begleitpflanzen" unserer nordeuropäischen Waldbäume veröffentlicht[4]). Selbst wenn die Arealgrenzen der Bäume und ihrer Bodenpflanzen oft einigermaßen zusammenfallen, ist dieses doch sehr oft gar nicht der Fall, wodurch floristische Verschiedenheiten, die wohl meist historisch (geologisch) begründet sind, in den verschiedenen Assoziationen hervorgerufen werden. Oft kann man ihnen wohl den Wert von geographischen Varietäten zuerteilen.

Facies. Wohl in allen Assoziationen und Varietäten von solchen kommen ganz kleine Standortsverschiedenheiten vor, die so klein sind, daß sie nicht den Gesamtcharakter der Assoziationen ändern können. Hieran knüpfen sich dann kleine floristische Verschiedenheiten, besonders durch soziale Arten hervorgerufen, und diese können wohl auch durch reinen Zufall hervorgerufen werden, z. B. dadurch, daß die eine Art leichter einwandern kann, weil sie zufällig in größerer Nähe ist. Solche kleinere Verschiedenheiten können fleckenweise oder gürtelförmig verteilt sein.

In den erwähnten Fageten mit mildem Bodenhumus werden durch kleine Verschiedenheiten der Beleuchtung, der Bodenfeuchtigkeit oder

---

[1]) Graebner 1895 usw.

[2]) Woodhead 1906.

[3]) Beck 1902.

[4]) Höck 1892, 1893, 1894, 1895, 1896, 1900.

durch zufällige Einwanderungsmöglichkeiten fleckenweise verteilte Floraverschiedenheiten vorkommen. An einer Stelle trifft man z. B. *Anemone nemorosa* ganz überwiegend, an andren Flecken oder Strecken bilden *Asperula odorata* oder *Stellaria nemorum*, *Mercurialis perennis* oder *Stellaria holostea* u. a. ausgedehnte Bestände, die aber den Gesamtcharakter der Vegetation nicht ändern.

Solche kleine Verschiedenheiten können Facies genannt werden[1]). Auch in den Wiesen, Grasfluren, Heiden und wohl in allen anderen Assoziationen wird sich diese fleckenweise Verteilung der Arten, namentlich der geselligen Formen, finden. Sie ist wohl oft edaphischer Art, aber auch winzige klimatische Verschiedenheiten, z. B. durch die größere oder geringere Exposition nach der Sonne usw. hervorgerufen. So z. B. kann derselbe Eisenbahndamm auf der Nord- und der Südseite eine recht verschiedene Flora haben, aber die Lebensformen, d. h. die Formation, ist dieselbe. Die alpine Wiese in der Schweiz hat verschiedene Floren in Übereinstimmung mit den verschieden exponierten Abhängen, auf denen sie vorkommt, oder auch ob sie von einem Walde oder einer Bergkuppe längere Zeit des Tages beschattet wird[2]). Eine scharfe Grenze zwischen solchen Faciesflecken und Assoziationen zu ziehen, ist unmöglich.

Gürtelförmige Anordnung der Pflanzenvereine findet sich überall längs den Ufern von Seen und Wasserläufen und entsteht dadurch, daß das Grundwasser selbst bei sanfter Erhöhung des Terrains desto tiefer liegt, je ferner die Stelle von dem offenen Wasserspiegel entfernt ist, und daß die verschiedenen Arten verschiedene Forderungen an den Wassergehalt des Bodens stellen. Es ist merkwürdig, für wie kleine Differenzen im Wassergehalt der Pflanzenbestand oft empfindlich ist.

So lange die Arten der verschiedenen Gürtel im großen denselben Lebensformen gehören, so lange z. B. alle ausdauernde mesomorphe Kräuter und Gräser sind, wird man die verschiedenen Gürtel als Assoziationen oder vielleicht als Facies einer Assoziation auffassen können. Werden aber andere Lebensformen eingemischt, z. B. Zwergsträucher oder Sträucher, und werden diese nach und nach herrschend, so daß Zwerggesträuch oder Gebüsch (z. B. von *Myrica gale* oder *Ledum palustre* oder von *Salices*) entsteht, und wenn nach diesen z. B. Bäume auftreten, also ein Wald entsteht, so müssen diese Gürtel als Assoziationen von

[1]) Der Name wird übrigens von den verschiedenen Verfassern verschieden gebraucht. Der Ausdruck „Facies“ scheint zuerst von Lorenz 1863 gebraucht zu sein, um kleine lokale Verschiedenheiten in einer Formation zu bezeichnen. Von andern ist der Ausdruck aber gleichbedeutend mit Assoziation gebraucht worden. — Bei englischen Schriftstellern ist unter „facies“ oft „the general aspect or appearence“ verstanden.

[2]) Vergl. Stebler und Schröter 1889, 1892; Stenström 1905; Gadeceau 1903, 1909; Warming 1909; Jaccard u. a.

anderen Formationen betrachtet werden — eine Reihenfolge, die gerade oft an den Ufern von nordeuropäischen Seen zu beobachten ist.

Die gürtelförmigen Assoziationen sind oft genetische Entwickelungsglieder von Formationen, indem die verschiedenen Vegetationsgürtel mit der Zeit sukzessive vorrücken und nach dem Wasser zu verschoben werden, während die höheren ihre Stelle einnehmen, in Übereinstimmung mit der sukzessive fortschreitenden Erhöhung des Bodens (mit der Verlandung).

Nirgends gibt es in der Natur scharfe Grenzen, und so wie es unmöglich ist, die Lebensformen scharf in Gruppen zu verteilen, so ist es ebenso unmöglich, die Pflanzenvereine scharf voneinander abzugrenzen. Treffend sagen Flahault und Schröter[1]): „Es ist unmöglich, eine exakte Diagnose der pflanzengeographischen Einheiten zu geben;“ es wird sich deshalb auch zeigen, daß vielfach Meinungsverschiedenheiten darüber herrschen werden, ob dieser oder jener Pflanzenverein als Facies einer Assoziation betrachtet werden soll oder als selbständige Assoziation, und ob eine Assoziation dieser oder jener Formation zugeteilt werden soll[2]).

41. Kap. **Succession. Sekundäre Veränderungen der Formationen und Assoziationen**

Es ist schon davon die Rede gewesen, daß wenige Assoziationen als in sich abgeschlossene, unveränderliche Pflanzenvereine betrachtet werden können. In kürzeren oder längeren Zeiträumen können sie unverändert erscheinen; wenige bleiben durch Jahrhunderte unverändert, andere werden schnell mehr oder weniger stark verändert, je nachdem der Standort langsam oder schnell seinen Charakter ändert. Sehr allmählich waren jene Veränderungen, durch welche im Laufe der postglazialen Zeit die Wälder Nordeuropas ihren Charakter änderten und von den Birkenwäldern in Kiefernwälder sich umwandelten und diese wieder in Eichenwälder übergingen, welche endlich jetzt mehr oder weniger oft von den Buchenwäldern verdrängt worden sind[3]).

An anderen Stellen geht die Entwicklung schnell vor sich, z. B. bei vielen Verlandungen unserer Seen und Weiher, wenn Reste der an Ort und Stelle lebenden Vegetation und vom Winde hinzugewehte oder durch Wasser hinzugeschwemmte organische und anorganische Körper nach und nach die Wasserflächen ausfüllen, den Boden erhöhen und die

---

[1]) Flahault und Schröter 1910.

[2]) Hierher gehörige Litteratur vergl. ferner Tansley 1911; Moss, Rankin und Tansley 1910; Drude 1913, Th. C. E. Fries 1913 u. a.

[3]) Nach Beobachtungen zuerst von Steenstrup (1841), später von Gunnar Andersson, C. A. Weber, Graebner (Bodenmüdigkeit), Harz, Sernander u. a.

eine Assoziation deswegen die andere verdrängen muß. Solche relativ schnellen Veränderungen werden besonders vom Menschen hervorgerufen.

Eine Succession wird bisweilen mit einem z. B. von Waldbrand entblößten Standorte beginnen und, nach einer Reihe von Zwischengliedern, mit einer permanenten Formation (einer Climax-Formation), z. B. einem Walde, einem Callunetum, enden können.

Diese in der Natur stattfindende Entwickelung, von welcher im letzten Abschnitte viele Beispiele gegeben werden, ist in neuerer Zeit, nach dem Vorgange von Cowles und Clements in Nordamerika, vielfach in Amerika, England und anderswo studiert worden[1].

Dachnowski urteilt: „Die Succession von Assoziationen ist eine Form von edaphischer Selektion, hervorgebracht durch das Eindringen gewisser Arten und Verdrängung von anderen.“ „Jede Assoziation, sagen Flahault und Schröter, ist Glied einer Succession, d. h. einer gesetzmäßigen Aufeinanderfolge von Vegetationen bei Besiedelung eines Standortes“, und Cockayne schreibt: Die Assoziationen sind nicht unabhängige Bildungen, jede hat ihre Lebensgeschichte, ihre Jugend, ihre Kraftperiode, und ihr Ende. Dieselbe Climax-Formation kann von verschiedenen Ausgangspunkten erreicht werden, und kann das Resultat nicht von Progression sondern von Reversion sein.

Solche Beobachtungen sind auch die Grundlage für die Begriffsbestimmung der „Formation“, welche Moss, Tansley und andere englische Botaniker vorgeschlagen haben, was oben (S. 334) besprochen wurde.

Im folgenden ist eine Klassifikation der Pflanzenvereine nach den hier dargestellten Prinzipien versucht worden, wesentlich in Übereinstimmung mit der, welche Warming 1909 nach Besprechungen mit Vahl in der Ecology of plants gab. Innerhalb jeder Standorts-Klasse sind die Formationen, so weit möglich, wie schon oben gesagt, in einer Progression von den einfacheren zu den stetig mehr komplizierten und zusammengesetzten geordnet unter der hypothetischen Voraussetzung, daß die Successionen in der Natur oft demselben Wege folgen werden, daß die Reihenfolge daher oft zugleich eine genetische ist. In der Serie der ariden Gebiete ist die Ordnung jedoch abweichend, indem die reicheren und mehr zusammengesetzten Formationen den Anfang machen, und die extremsten Wüsten abschließen.

---

[1]) Die Successionen und hierher gehörende Fragen werden besonders besprochen von Clements, Cowles 1899, 1901, 1911 usw.; Chrysler 1905; Cockayne 1911; Cooper 1913; Crampton 1911, 1912; Dachnowski 1912; Drude 1913; Engler 1913; Moss 1907, 1910; Flahault 1900, 1905; Flahault und Schröter 1910; Fuller 1911; Gadeceau 1909; Gleason 1910; Rübel 1911—12; Schröter 1902, 1910; Tansley 1911; Warming 1895, 1909; Th. Fries 1913; Josias Braun 1913 u. a.

Vierter Abschnitt

I. Serie der Halophyten

42. Kap. **Salzwasservereine und Salzbodenvegetation**

Von den im ersten Abschnitte besprochenen ökologischen Faktoren, welche den Standort bedingen, wurde das Wasser als der allerwichtigste bezeichnet. Das Wasser kommt vor teils als Bodenwasser (9. Kap.), teils bildet es an und für sich Standorte (20. Kap.). Das Wasser kann süß oder durch Kochsalzzusatz salzhaltig sein. Der Unterschied zwischen beiden Wässern ist so groß, daß die Pflanzenvereine in zwei große Gruppen geteilt werden müssen, je nachdem sie an salziges Wasser resp. an salzigen Boden gebunden sind, oder an süßem Wasser und auf Böden, welche von süßem Wasser durchtränkt werden, leben. Es kann noch bemerkt werden, daß es außer den obligaten Halophyten auch fakultative Salzpflanzen gibt. Die Halophyten-Vegetation wird zuerst besprochen.

Salziges und brackisches Wasser kommt an vielen Teilen der Erde vor, erstens in den großen Ozeanen mit ihren sehr verschieden beschaffenen Küsten (felsigen, sandigen, sumpfigen), zweitens in den vielen Salzseen im Innern der Kontinente, in den trockenen Gebieten. Weiter gibt es in der Nähe der Küsten eine Reihe von kleineren Standorten, die mit salzigem Wasser gefüllt sind, z. B. seichte Vertiefungen in den Meeresfelsen am Strande oder seichte Tümpel auf dem Sandstrande, die mehr oder weniger stark vom Regenwasser beeinflußt werden. Ferner sind die Lagunen zu erwähnen, die mehr oder weniger vom Meere getrennt sind, und deren Wasser mehr oder weniger brackisch ist. Noch sind die letzteren Standorte sehr wenig studiert[1]). Der Salzgehalt des Wassers ist sehr verschieden, in den Ozeanen gewöhnlich 3—3¾ %, in der Nordsee z. B. 3,3 %, dagegen in der inneren Ostsee 1 % bis 0,1 %. Im Toten Meer in Palästina kann man einen Salzgehalt von 20 und

[1]) Die Vegetation der Felsenvertiefungen an den Küsten Finnlands studierten Levander und Hayrén 1914, die der Färöer F. Börgesen 1905.

mehr Prozent antreffen. Solche Konzentration scheint alles Pflanzenleben auszuschließen. Vergl. übrigens S. 148.

In den zunächst folgenden Kapiteln werden die Vereine erwähnt, für welche Salz und salziges Wasser maßgebend sind; es sind also überwiegend edaphische Vereine. Sie können in übersichtlicher Weise nach den anderen Eigentümlichkeiten des Standortes, welche in Kap. 20 besprochen wurden, geordnet werden. Diese Eigentümlichkeiten bestehen namentlich darin, ob die Pflanzen untergetaucht sind oder aerophil und in welchem Grade, ob der Boden fest oder lose ist, die Gezeiten, Tiefe des Wassers, Bewegung des Wassers usw. Das Klima spielt dagegen für die Salzwasser-Formationen eine unbedeutende Rolle.

Übersicht der an salziges Wasser oder salzigen Boden gebundenen Formationen

A. Vereine von Wasserpflanzen, d. h. ganz untergetauchten oder frei schwimmend oder schwebend lebenden Pflanzen gebildete, in den Ozeanen („marine" Vegetation) oder Salzseen im Binnenlande.

a) Frei schwebende oder frei schwimmende, also an keinen festen Boden gebundene Vereine (Plankton) (43. Kap.).

1. Formation des Salzwasserplankton (Halo-Mikroplankton).
2. Formation des Sapro-Plankton.
3. Formation der frei schwimmenden, größeren, untergetauchten Wasserpflanzen (Halo-Megaplankton).

b) Die Bodenvegetation (Benthos), d. h. auf dem Boden liegende oder befestigte, jedenfalls festsitzende, untergetauchte oder mit Schwimmblättern versehene Salzwasservereine (litorale und abyssale Halo-Benthos); wird nach der Natur des Bodens eingeteilt in:

* Die an steinigen oder doch festen Boden gebundenen (lithophilen) submersen Vereine.

4. Formation der Halonereïden (44. Kap.).

** Die untergetauchten, an losen Boden (Sand, Schlamm, Ton) gebundenen Vereine (45. Kap.).

5. Formation von saprophytischen Mikrophyten.
6. Formation von höheren autophyten Algen.
7. Formation der Seegräser (Enaliden).

B. Salzwasser-Sümpfe und ihre Vegetation. Der Boden naß oder wasserreich. Litorale Vereine, an Ufern mit oder ohne Gezeiten (Ästuarien) (Kap. 46).

1. Formation von Algen und Bakterien.
2. Formation von einjährigen Kräutern.
3. Formation der Stauden und Gräser.

4. Formation der Halbsträucher.
5. Formation der echten Holzpflanzen (Sträucher und Bäume). Mangrovevegetation.

C. Die halophile Landvegetation kann nach dem Boden in lithophile, psammophile und pelophile[1]) eingeteilt werden, je nachdem sie an Felsen und Steine, oder an Sand, oder an Ton gebunden sind. Es kommen Vereine vor, die nur aus Kräutern bestehen, ferner solche mit Bäumen, reine Wälder. Flechten und Moose sind auf Salzboden sehr selten, aber es kommen doch einige ausgesprochen halophile Arten vor (Kap. 47).

Halophile Landvegetation findet sich teils an den Küsten der salzigen Gewässer (litoral) oberhalb der Gezeitenzone, teils im Binnenlande von den Meeren entfernt.

Es können wohl folgende Vereinsklassen nach den Standorten aufgestellt werden.

1. Felsenformationen (Kap. 48).
2. Formationen des Strandgerölls (Kap. 49).
3. Formationen auf feuchtem Sandboden in der Gezeitenzone. Formation der Sandalgen usw. (Kap. 50).
4. Formationen auf tonigem, feuchtem, oft periodisch überschwemmtem Boden. Formation der Strandwiesen u. ä. (Kap. 51).
5. Formationen auf trockenem Salzboden. Salzsteppen und Salzwüsten (Kap. 52).

Zwischen vielen von den hier aufgestellten Formationen wird sich in vielen Fällen eine genetische Reihenfolge nachweisen lassen, weshalb sie ganz natürlich eine Serie bilden. Allgemein sei hinzugefügt, daß von Eigentümlichkeiten, wodurch sich die festsitzenden Wasserpflanzen von denen des Planktons auszeichnen, die Entwicklung mechanischen Gewebes hervorgehoben werden muß, das je nach den Anforderungen entweder zug- oder biegungsfest ist. Die in stark strömendem Wasser entwickelten Pflanzen müssen zugfest sein.

Was die festsitzenden Wasserpflanzen betrifft, so ist zu betonen, daß auf jedem von höheren Pflanzen bewachsenen Boden, sowohl in Süß- als in Salzwasser, sich die Vegetation in Gürtel- und Höhen- resp. Tiefenstufen verteilt; die Gründe hierfür sind in den einzelnen Fällen bei weitem nicht sicher nachgewiesen, müssen aber natürlich auf den Kap. 20 besprochenen ökologischen Faktoren (Licht, Wärme usw.) beruhen. Dieselbe gürtelförmige Anordnung findet sich auch bei den Sumpf- und Landpflanzen, welche vom Salzwassser abhängig sind[2]). Je weiter vom Meere oder von dem Salzsee entfernt, desto kleiner wird

[1]) Vergl. Kap. 13, 14.
[2]) Vergl. S. 355.

der Einfluß des Salzes, also im vorliegenden Falle des salzigen Grundwassers und des vom Winde herbeigeführten salzigen Staubes sein; die Pflanzen werden in Übereinstimmung hiermit gürtelförmig angeordnet sein und entsprechend mehr oder weniger vom Salze beeinflußt werden.

Da Halophyten und Xerophyten der Landvegetation vielfach übereinstimmen, so ist es nicht auffällig, daß die Lebensformen der einen Vegetation in die von der anderen Vegetation gebildeten Vereine eingemischt sein können. Man kann z. B. in Venezuela und auf den westindischen Inseln Arten der eigentlich nicht salzliebenden Cacteen und Bromeliaceen in der Strandvegetation zwischen *Batis*, *Sesuvium* und anderen echten Strandpflanzen beobachten. Nach Schimper kommen auf Java alpine Pflanzen an salzreichen, feuchten Stellen vor, und Battandier hat zwischen der Strand- und Hochgebirgsflora Algiers eine floristische Ähnlichkeit gefunden. *Cochlearia anglica* wächst auf den Gipfeln der Schottischen Gebirge und im Überschwemmungsgebiete der Fjorde.

Kap. 43. **Das Salzwasserplankton (Haloplankton)**

Der Ausdruck Plankton ist 1887 von Hensen eingeführt worden, um das passiv, durch Wind und Strömungen umhertreibende, in dem Wasser schwebende oder auf ihm schwimmende, sowohl Totes als Lebendes, sowohl Tiere als Pflanzen zu bezeichnen[1]).

Lohmann[2]) gab folgende Definition vom Plankton: „Das Plankton ist eine in sich geschlossene Lebensgemeinschaft, die das größte Lebensgebiet unserer Erde erfüllt und vermöge ihres Pflanzenreichtums die überragende Nahrungsquelle für das gesamte übrige Leben der Hydrosphäre darstellt, zugleich aber eine Welt von frei im Medium schwebenden Organismen bildet, wie sie nur der Hydrosphäre eigen ist und der Atmosphäre vollständig fehlt.“ Alle Planktonorganismen müssen dauernd im Wasser schweben können und ihre Körper sind alle in verschiedener Weise daran angepaßt (vergl. Kap. 20).

In diesem Zusammenhang ist natürlich nur die Rede von Phytoplankton und speziell dem mikrophytischen Haloplankton, das ist die im Salzwasser lebende Flora von sehr kleinen Pflanzen (Mikrophyten und Nanophyten). Sie sind niedrig stehende Organismen, die teils wie autophyte Pflanzen aus anorganischem Material organische Stoffe hervorbringen können, teils Saprophyten, die gewiß weit weniger zahlreichen unter ihnen und von ihren Abfallstoffen lebenden Bakterien, sowie einige Peridineen.

Wir unterscheiden zwischen Mikroplankton und Megaplankton.

---

[1]) Der dänische Naturforscher O. F. Müller war wohl der erste, der (1786) zuerst auf diese mikroskopische Welt aufmerksam machte, was das Süßwasser betrifft.

[2]) Lohmann 1912.

Formation des Mikroplankton

Diese Planktonorganismen gehören zu mehreren systematisch niedrig stehenden Gruppen, die namentlich folgende sind:

1. Blaugrüne Algen (Cyanophyceen), als „Wasserblüte" bekannt, wenn sie in Menge vorkommen und das Wasser bläulichgrün, spangrün, graugrün oder rot färben. In den offenen Meeren kommen hauptsächlich *Trichodesmium*-Arten vor, z. B. *Tr. erythraeum* (im „roten" Meer [und in anderen Meeren meist in der Nähe der Küsten], färbt das Wasser rot). Im Brackwasser finden sich *Nodularia spumigena* (in der Ostsee gemein und in riesigen Mengen, färbt grünlichgrau, wenn tot), *Aphanizomenon flos aquae* (in der Ostsee), *Anabaena baltica* (desgl.). Sie sind echte Planktonorganismen, die bei ruhigem Wetter auf der Oberfläche schwimmen wie Rahm auf Milch, aber bei der geringsten Bewegung des Wassers unter der Oberfläche tauchen und dort sich schwebend halten können. Klebahn und Strodtmann haben gefunden, daß diese Arten kleine, unregelmäßige, mit Luft erfüllte Räume im Protoplasma der Zellen haben und daß diese Luftvakuolen ihre Steigfähigkeit verursachen. Nach Molisch und Fischer[1]) sind diese Körper nicht Luftvakuolen, und Fischer und Brand[2]) kamen zu dem Schlusse, daß sie nichts mit der Schwebefähigkeit zu tun haben.

2. Die Bakterien seien den Cyanophyceen angeschlossen. B. Fischer hat auf der deutschen Plankton-Expedition Bakterien im Ozeane nachgewiesen, selbst weit vom Lande weg und in 800 bis 1100 m Tiefe, von 200 bis 400 m Tiefe sogar in recht großer Anzahl. Dieselbe Art zeigt in Form und in Größe große Verschiedenheiten. Viele Bakterien sind selbstbeweglich und besonders schraubig gewunden; einige sind leuchtend.

Unter den Schizomyceten sind nitrifizierende und denitrifizierende Organismen in ihrer Wirkung auf die Veränderung der Zusammensetzung des Wassers von großer Wichtigkeit, je nachdem sie Ammoniak zu Salpetersäure oxydieren oder ob sie Abkömmlinge der letzteren zu Stickstoff reduzieren. Brandt[3]) hat danach die Theorie aufgestellt, daß die stärkere Tätigkeit der denitrifizierenden Bakterien in warmem Wasser die Ursache dafür ist, daß das Plankton hier ärmer als in kühleren Meeren ist. Nathansohn[4]) und andere bestreiten dies aber.

3. Chlorophyceen finden sich nur wenige im Meere. Die Protococcacee *Halosphaera viridis*, die die Gestalt einer Kugel besitzt, die

[1]) Molisch 1904; Fischer 1905. Vergl. auch Wille 1908.
[2]) Fischer und Brand 1905.
[3]) K. Brandt 1904.
[4]) Nathansohn 1908

bis 0,5 mm Durchmesser aufweist, kommt gewöhnlich in den gemäßigten und wärmeren Teilen des Atlantischen Ozeans an der Oberfläche oder bis zu einer Tiefe von 200 m vor. In beträchtlichen Tiefen, nämlich in 100 bis 300 m, hat man in den tropischen Ozeanen *Halosphaera*, einige besondere Formen von Diatomeen, sowie *Planktoniella* gefunden, die als eine besondere Form der Schattenflora gelten können.

4. Diatomeen (Fig. 179) bilden eine der wichtigsten Gruppen. Sie färben das Wasser bräunlich oder grünlich, besonders in den kälteren Meeren, wo sie in ungeheuren Mengen mit großem Reichtum an Individuen,

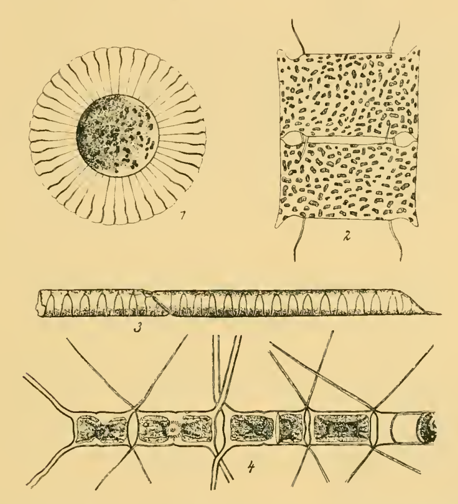


Fig. 179. Planktondiatomeen. 1. *Plantionella sol*. 2. *Biddulphia Mobiliensis* (2 Zellen). 3. *Rhizosolenia styliformis* ($1^1/_2$ Zellen). 4. *Chaetoceras paradoxum* ($4^1/_2$ Zellen). (1, 3, 4 nach Schütt, 2 nach Gran.)

aber mit wenigen Arten auftreten, besonders solchen der Gattungen *Thalassiosira*, *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, *Coscinodiscus*, *Thalassiothrix*[1]) u. a. (über grünliches Wasser im nördlichen Atlantischen Ozean vergl. K. J. V. Steenstrup)[2]). Einige leben einzeln, viele sind in Ketten von verschiedener Form vereinigt. Sie sind alle echte Planktonorganismen, die sich nicht auf der Wasseroberfläche schwimmend ansammeln können. Einige sind von Schleim umgeben. Die Diatomeen vermehren sich bekanntlich besonders durch schnelle Zweiteilung, es kommen aber auch verschiedenartige Formen der Sporenbildung vor.

---

[1]) Gran 1905.

[2]) Steenstrup 1877.

5. Peridineen (*Dinoflagellata*) sind besonders im Salzwasser verbreitet. Man findet sie in größeren Mengen, aber in kleinerer Artenzahl in den gemäßigten Meeren; in den tropischen dagegen ist die Zahl der Individuen geringer, aber es sind zahlreichere und gut unterschiedene Arten vorhanden[1]). Die Gattungen *Ceratium* und *Peridinium* sind besonders häufig. Die zahl-reichen Formen (geographische Rassen) von *Ceratium tripos* spielen im Meere die größte Rolle. Die Peridineen sind mit zwei Flagellen ausgerüstet und besitzen Eigenbewegung. Einige Arten sind leuchtend und verursachen im Herbste, wenn sie besonders zahlreich sind, im Mittelmeer, in der Nordsee, im Skagerrak, der westlichen Ostsee usw. das bekannte „Meeresleuchten" [2]).

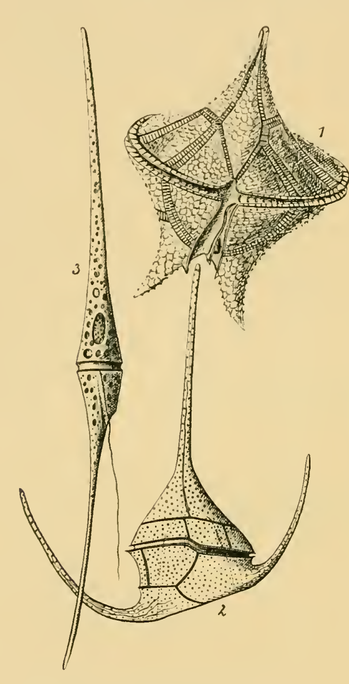


Fig. 180. Planktonperidineen. 1. *Peridinium divergens*. 2. *Ceratium tripos*. 3. *Ceratium fusus*. (Nach Stein.)

6. Phytoflagellaten (Fig. 181) kommen in großer Menge im Meere vor. Zu ihnen gehören die Silicoflagellaten und Chrysomonadinen. Von den letzteren sind besonders die *Coccolithophoridae* wichtig, welche einen Hauptbestandteil des von Lohmann[3]) u. a. studierten Nanoplankton ausmachen; zu ihnen gehören die allerkleinsten Planktonorganismen (ca. 1—20 μ), welche im allgemeinen nicht in den gewöhnlichen Netzen gefangen werden können. Sie sind von einer Schale von kleinen Kalkplatten, Coccolithen, umgeben, welche verschiedene Form haben können. Von den Coccolithophorideen sind in den temperierten Meeren besonders *Pontosphaera Huxleyi* und *Coccolithophora pelagica* wichtig; von der ersten können unter günstigen Umständen 5—6 Millionen Zellen in einem Liter Meerwasser vorkommen[4]). In den warmen Meeren leben große Mengen von Coccolithophorideen, welche überhaupt überall in den offenen Meeren und oft in großer Menge

[1]) Schütt 1893.
[2]) Ove Paulsen 1904, 1908.
[3]) Lohmann 1908, 1911, 1912.
[4]) Gran 1912.

vorzukommen scheinen, während sie in der Nähe der Küsten und in den kalten Meeren von geringerer Bedeutung sind. Auch *Phaeocystis* und *Dinobryon* sind wichtige Chrysomonadinen; die erstere ist eine arktische Küstenform, deren Zellen viele in Gallerte eingebettet zusammenleben.

Als Pseudoplankton oder tychopelagisches resp. tycholimnetisches Plankton hat man Organismen unterschieden, welche zuerst an einem

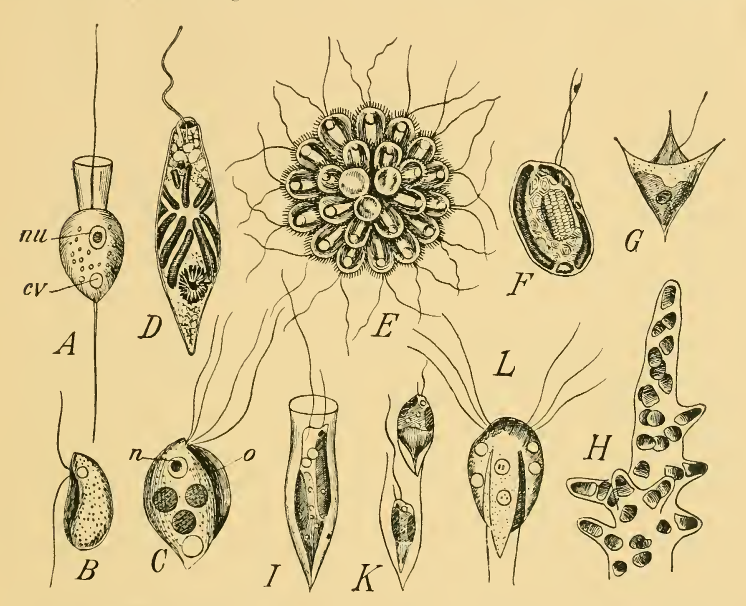


Fig. 181. Flagellaten. *Sphaeroeca volvox*, einzelne Zelle aus einer Kolonie (nach Lauterborn). *B. Bodo edax* (nach Klebs). *C. Tetramitus sulcatus* (nach Klebs). *D. Euglaena viridis* (nach Senn). *E. Synura uvella,* Kolonie (nach Stein). *F. Cryptomonas erosa* (nach Senn). *G, H. Hydrurus foetidus: G* Schwärmzelle (nach Klebs); *H* Zweigende einer Kolonie (nach Berthold). *I, K. Dinobryon sertularia: I* einzelne Zelle; *K* nach der Teilung (nach Klebs). *L. Hexamitus crassus* (nach Klebs). *n* und *nu* Kern, *cv* kontraktile Vakuole, *o* Mundstelle.

Substrat befestigt sind (Benthos-Organismen), nachher sich aber loslösen und auf der Oberfläche oder im Wasser schweben. So verhalten sich z. B. verschiedene Fadenalgen.

In den Flüssen und wohl auch an vielen Küsten werden feine Schlammteile, organische Detrituspartikeln, selbst feiner Sand im Wasser für eine Zeit schwebend gehalten werden können. Kolkwitz hat den Namen Seston für alles, was im Wasser schweben und durch fein-

maschige Netze zurückgehalten werden kann, seien es leblose Teilchen wie die genannten oder lebende Plankton-Organismen.

Die Anpassung der Planktonorganismen an die Verhältnisse. Das Vermögen der Planktonorganismen, im Wasser schweben zu können, hängt von drei Faktoren ab; es sind dies: 1. Das spezifische Gewicht, d. h. der Unterschied zwischen dem Gewicht des Organismus und dem des Wassers, das durch ihn verdrängt wird; 2. die Form des Organismus; 3. die Viskosität des Wassers, d. h. die Kraft, mit welcher die Teile des Wassers zusammenhängen und Widerstand gegen das Sinken leisten.

Das spezifische Gewicht muß selbstverständlich ungefähr dem des Wassers und nach der Tiefe abgepaßt sein. Es wird natürlich vom Inhalte der Zellen beeinflußt (die Produkte des Stoffwechsels z. B. Fett und Gase, spielen eine Rolle, auch die Dicke der Zellwände: äußerst dünn); es muß bei Arten des Salz- und des Süßwassers verschieden sein. Planktondiatomeen sind saftreicher, aber dünnschaliger als Grunddiatomeen.

Die Fähigkeit zu schweben ist neuerdings durch Wolfgang Ostwald[1]) untersucht worden. Die Tatsache, daß die Pflanzen schweben, stellt den Hauptunterschied dar zwischen der Pflanzengemeinschaft des Plankton und allen übrigen Pflanzenvereinen. Das Schweben beruht im wesentlichen darauf, daß das Sinken im Wasser möglichst verlangsamt wird, so daß Strömungen meist einen Auftrieb bedeuten. Jeder Körper, der in einer Flüssigkeit sinkt, muß ein Quantum der betr. Flüssigkeit von gleichem Rauminhalt verdrängen. Die Schnelligkeit des Untersinkens hängt z. T. von der Größe seiner Oberfläche und von seiner Gestalt ab; je stärker durch beide, namentlich durch die bestimmte Form, die Reibung gegen das Wasser erhöht wird, desto langsamer sinkt der Körper. Z. T. wird das Sinken natürlich auch durch das spezifische Gewicht und die größere oder geringere Leichtflüssigkeit der Lösung gegeben. — Oswald schließt:

$$\text{Der Grad des Sinkens} = \frac{\text{Überschuß des Gewichts (des Organismus über ein gleiches Volumen Wasser)}}{\text{durch die Gestalt gegebener Widerstand} \times \text{größerer oder geringerer Leichtflüssigkeit.}}$$

Wenn daher ein Körper schweben kann, d. h. wenn die Geschwindigkeit des Untersinkens auf ein Minimum beschränkt ist, so muß der Zähler dieses Bruches möglichst klein, der Nenner aber ziemlich groß sein, so daß der Bruch selbst sich möglichst dem Nullpunkt nähert. Bei

[1]) Vergl. Wesenberg-Lund 1900 a, 1908 usw.

den Planktonorganismen bemerkt man deshalb in erster Linie das Bestreben, den Gewichtsüberschuß über das Wasser zu verringern; das geschieht zunächst, wie schon oben bemerkt, durch den Zellinhalt (Fette und Gase spielen sicher eine Rolle) ebenso wie durch die Dünnheit der Zellwände. Natürlich ist der Bau entsprechend dem verschiedenen Auftriebe im Salz- und Süßwasser verschieden. Besonders mag bemerkt werden, daß fette Öle den Auftrieb stark befördern und daß sich solche z. B. bei Planktondiatomeen finden; daher spielen sie wohl auch solche allgemeine und bedeutende Rolle im Plankton[1]). Auch andere Planktonorganismen, wie Flagellaten, erzeugen Fett.

Einige Planktonorganismen sind selbstbeweglich, z. B. Peridineen und andere Flagellaten. Andere sind nicht selbstbeweglich. Die meisten sowohl von den selbstbeweglichen wie von den nicht selbstbeweglichen Planktonwesen haben Schwebeeinrichtungen verschiedener Art.

Schwebeeinrichtungen. Der durch die äußere Form gegebene Widerstand gegen schnelles Sinken wird im wesentlichen bedingt durch eine Vergrößerung der Oberfläche im Verhältnis zur Masse, d. h. also eine möglichst starke Abweichung von der kompakten Kugelform. Die Schwebeeinrichtungen sind naturgemäß, um den Wasserwiderstand beim Sinken zu erhöhen, möglichst horizontal angebracht, also im rechten Winkel zur Richtung des Untersinkens. Schütt[2]) hat mehrere Verhältnisse nachgewiesen, die dazu dienen, um die Oberfläche der mikroskopischen Organismen des Planktons größer zu machen, wodurch die Schwebfähigkeit wächst wie auch die Fähigkeit, einem zu plötzlichen Steigen oder Sinken zu entgehen. Solche plötzlichen Bewegungen können durch Änderungen des physikalischen Charakters des Seewassers veranlaßt werden und können das Leben der Organismen gefährden. Die Körper der Planktonorganismen sind fast alle (besonders die der Diatomeen und Peridineen) außerordentlich ausgedehnt; bei einigen ist die Oberfläche durch lange Fäden, Borsten und Stacheln (Diatomeen, Peridineen) vergrößert, oder der Körper selbst ist im ganzen fadenförmig, bisweilen gekrümmt oder schraubig gewunden (Diatomeen); andere sind münzen- oder fallschirmförmig oder haben segel- oder ringförmige Verlängerungen; wieder andere sind zu Ketten oder in gelatinösen Massen usw. vereinigt. Einige Coccolithophoriden haben Strahlen oder Bürsten oder besondere „Schwebebecher“ auf ihren Schalen, Verhältnisse, die unverständlich bleiben, wenn sie nicht gerade die angeführte Aufgabe haben (in gewissen Fällen sind z. B. die Stacheln vielleicht zugleich ein Schutz gegen Feinde). Nach Kofoid[3]) können einige *Ceratium*-Arten

[1]) Beijerinck 1895.
[2]) Schütt 1893.
[3]) Kofoid 1908.

ihre Hörner abschnüren und regenerieren, was er als Anpassungen an veränderte Umgebungen betrachtet.

Dieses wird durch den Unterschied zwischen den Planktondiatomeen und den Grunddiatomeen bestärkt. Diese sitzen fest oder kriechen umher, haben auf den Schälen Nähte, wodurch das Protoplasma austritt, so daß sie sich bewegen, die günstigste Beleuchtung aufsuchen und sich festhalten können. Die Mehrzahl der Planktondiatomeen hat keine Nähte. Die Grunddiatomeen haben die erwähnten Körperverlängerungen usw. nicht.

Die Menge des Planktons. Die starke Teilungsfähigkeit der Planktonorganismen ist der Grund für ihre oft ungeheure Vermehrung und Menge. Eine Vermehrungsbeteiligung von über 50 % ist bei *Ceratium* konstatiert[1]), und unter günstigen Bedingungen sind 25—35 % normale Zahlen. Die Menge ist jedoch nach Zeit und Ort sehr verschieden. Wenn sie in großer Menge vorhanden sind, färben sie die Gewässer: „Das reine Blau ist die Wüstenfarbe der Hochsee. Dem Grün der Wiesen vergleichbar ist die Vegetationsfarbe der arktischen Fluten; doch die Farbe üppigster Vegetation, des größten pflanzlichen Reichtums, ist das schmutzig grünliche Gelb der seichten Ostsee" (Schütt). Hensen hat Methoden erfunden und angewandt, um die Quantität des Planktons zu berechnen. Seine Methoden sind verbessert nnd erweitert worden durch Lohmann[2]) und nach ihm Gran[3]), die Methoden angewandt haben, durch welche man ein vollständiges Bild von der Zusammensetzung und Menge des Planktons erhalten kann. So teilt Lohmann mit, daß in der Ostsee, in dem offenen nördlichen Meere, von der Küste beeinflußt, und in der tropischen Hochsee sich die Dichtigkeit der Individuen in den oberen 15 m wie 500 : 10 : 1 verhalte (Sommer 1911). Alle Gruppen von Planktonorganismen traten, soweit sie überhaupt in kühlen Gebieten vorkamen, stets zahlreicher auf als in den Tropen; es mußten daher ganz allgemein die Existenzbedingungungen im kalten Wasser günstiger sein als im warmen. Die Absicht solcher Untersuchungen ist u. a. die Menge organischer Substanz zu bestimmen, die in einer gewissen Zeit an einem Orte erzeugt wird. Diese Bestimmung ist von höchster Wichtigkeit, weil alle Lebewesen des Meeres, gleichgültig ob hoch oder niedrig organisiert, in ihrer Existenz abhängig sind von den zum Pflanzenreiche gehörigen Planktcnorganismen, die Kohlehydrate erzeugen können: Plankton ist die letzte Nahrungsquelle. Die Erzeugung von Fett, wie wir sie bei den Diatomeen, Peridineen usw. beobachteten, unterstützt

[1]) Gough 1905.
[2]) Lohmann 1908.
[3]) Gran 1912.

vielleicht die großen Ansammlungen dieses Stoffes bei den Meerestieren, wie z. B. bei den Heringen, Möwen, Walen und bei allem tierischen Plankton. Es ist nicht ohne Interesse, noch besonders hervorzuheben, daß das Hauptassimilationsprodukt nicht wie bei den Landpflanzen Stärke ist, die spezifisch schwerer ist als Wasser, sondern eben Öl.

Der dänische Botaniker A. S. Oersted war der erste, der die Wichtigkeit der mikroskopischen Pflanzenwelt des Meeres als letzte Nahrungsquelle für die Tiere würdigte. Auf seiner zentralamerikanischen Reise 1845—48 kam er zu diesem Schluß[1]).

Zeitliche Verschiedenheiten. Die Menge des Planktons ist zu verschiedenen Jahreszeiten nach Zusammensetzung und Menge verschieden, ganz wie die Landvegetation, weil die Entwickelung der einzelnen Arten hier wie dort von der Temperatur, Beleuchtung und von den Nahrungsstoffen des Wassers abhängig ist.

Es gilt für viele, wahrscheinlich für alle Arten, daß sie zu gewissen Jahreszeiten in der Oberflächenschicht zum Vorscheine kommen, ein Maximum der Menge erreichen und verschwinden (Meroplankton), um anderen Platz zu machen (Holoplankton werden diejenigen genannt, welche immer im Plankton vorhanden sind).

In den nordischen und temperierten Meeren gibt es hauptsächlich zwei Maxima, nämlich eins im Frühjahr und eins im Herbste, während der Sommer und Winter ärmer sind. Jedenfalls gilt dieses für viele Diatomeenarten. Im Skagerrak — Kattegat z. B. kommt im Februar und März ein reiches Diatomeenplankton zum Vorschein, das aus Arten zusammengesetzt ist, welche später (April und Mai) an den Küsten Islands und Grönlands auftauchen. Im April und Mai taucht am ersteren Orte eine andersgeartete reiche Diatomeenflora auf, die etwas höhere Wärme bedarf. Im Juni und Juli trifft man ein weniger reiches und viel einförmigeres Diatomeenplankton (mit *Rhizosolenia alata*). Vom August bis November, in der wärmsten Jahreszeit ist ein reichliches Plankton von Peridineen zu finden, oft gemischt mit Diatomeen, im ganzen artenreich. Ein ganz ähnliches Plankton findet sich an der Südküste der Nordsee. Endlich im Dezember und Januar ist das Plankton ärmer und zusammengesetzt aus den Arten früherer Monate[2]).

Eine Erklärung für diese Veränderungen, spez. für die geringe Menge in den Sommermonaten ist noch nicht sicher gegeben. Brandt meint, sie ständen damit in Verbindung, daß die denitrifizierenden Bakterien in den wärmeren Monaten eine Stickstoffverminderung herbeiführen und dadurch eine Verminderung der Nahrung und Zahl der Individuen. Nathansohn sucht die Erklärung in aufsteigenden Wasser-

[1]) Siehe Wille 1904 b.

[2]) Cleve; Ostenfeld 1913.

strömungen, welche größere Nährstoffmengen herbeiführen; er meint aber, daß auch verschiedene andere Faktoren wirksam sind. Die geringe Menge im Winter ist selbstverständlich von dem geringen Lichte während dieser Zeit abhängig; die Lichtmenge an der Oberfläche ist z. B. bei Kiel[1]) im Sommer 40 mal so groß als im Winter.

Die meisten Forscher stellen fest, daß die Küstenformen zum größten Teil am Schlusse ihrer lebhaften Vegetationsperiode reichlich Sporen bilden, die untersinken und bis zum Wiederbeginne der günstigen Jahreszeit auf dem Grunde ruhen.

Die Beschaffenheit des Planktons. Man kann zwischen gleich- und ungleichartigem Plankton unterscheiden. Bisweilen ist es außerordentlich reich an Arten, bisweilen, namentlich wenn die Menge so groß ist, daß das Wasser gefärbt wird, sehr artenarm (Diatomeengebiete in arktischen Meeren). Es sind besonders Diatomeen, Peridineen und Schizophyceen, die das Wasser färben.

Das Plankton bevölkert die ganze freie Wassersmasse bis zu einer gewissen Tiefe, welche verschieden ist. Wahrscheinlich spielt die Lichtstärke dabei eine wesentliche Rolle. Das Wasser der Ozeane ist weit durchsichtiger als z. B. das Wasser in den seichten nordeuropäischen Meeren, und die Lichtstärke hängt natürlich auch von der Jahreszeit ab.

In nördlichen Meeren liegt die Tiefengrenze für das Phytoplankton ungefähr bei 100 m oder höher. In den Weltmeeren findet sich nach Karsten die Hauptmasse des Planktons in den oberen 150 (200) m, während sich tiefer, bis ca. 400 m, nur eine arme „Schattenflora“ findet. Nach Ostenfeld kommt im allgemeinen die größte Masse der Individuen und Arten in den obersten 100—150 m vor, in dem Küstenplankton noch mehr oberflächlich.

Die Pflanzengeographie des Meeres ist nur teilweise bekannt. Im großen und ganzen scheinen die Diatomeen in den kalten, die Cyanophyceen in den tropischen, die Peridineen, Coccolithophorideen u. a. in den warmen und temperierten Meeren am zahlreichsten zu sein. Die Arten haben als Wasserpflanzen eine sehr weite Verbreitung, weil die äußeren Verhältnisse über ungeheure Strecken gleichartig sind und mit den Meeresströmungen werden sie weit herumgeführt. So wird eine Menge von Warmwasser-Planktonorganismen längs der Westküste Europas nordwärts geführt, und geht schließlich zugrunde, auf dieselbe Weise werden eine Menge „kalter“ Arten längs der Ostküste Nordamerikas südwärts geführt. Obgleich so weit wandernd, haben die meisten Arten doch eine gewisse Ortsansässigkeit, d. h. es gibt gewisse Meeresgebiete, wo sie immer oder periodisch hervorgebracht werden, und nach diesen

[1]) Pütter 1909.

Gebieten kann man unterscheiden einerseits ozeanische und neritische, andererseits arktische, temperierte und tropische Arten usw. (Cleve).

Auf diese Weise lassen sich verschiedene Plankton-Elemente unterscheiden[1], z. B. in dem norwegischen Nordmeere sechs verschiedene, nämlich: arktisch-neritisch, boreal-neritisch, temperiert atlantisch-neritisch, arktisch-ozeanisch, boreal-ozeanisch, temperiert-atlantisch-ozeanisch, jedes Gebiet mit seinen Charakterformen.

In den letzten Jahren haben einige Forscher[2] versucht, eine Einteilung des pflanzlichen Planktons in Assoziationen zu geben, die durch verschiedene Temperaturen und verschiedenen Salzgehalt des Wassers bedingt sind; aber ihre Ökologie ist noch wenig bekannt. Cleve hat denselben je nach den herrschenden Gattungen und Arten Namen gegeben, wie: Tricho-Plankton (nach *Thalassiothrix*), Styli-Plankton (nach *Rhizosolenia styliformis*), Chaeto-Plankton (nach *Chaetoceras*), Sira-Plankton (nach *Thalassiosira*), Tripos-Plankton (nach *Ceratium tripos*)[3].

Die Verbreitung der Arten in den nordischen Gewässern ist durch die internationalen Meeresuntersuchungen (Conseil permanent pour l'exploration de la mer, Résumé planktonique, 1910—1914) gut bekannt geworden.

Die Grenzen zwischen den Gebieten des Meeres, welche dasselbe Plankton haben, sind teils natürliche geographische, z. B. die Ostsee, das Kattegat, das Schwarze Meer, welche ein ganz anderes Plankton haben als die Meere, mit welchen sie in Verbindung stehen. Teils können die Verbreitungsgrenzen von den Meeresströmungen sowie von den Änderungen des Salzgehalts und der Temperatur abhängig sein, indem die verschiedenen Rotationssysteme (Stromwirbel) verschiedenes Plankton haben, z. B. der Irmingerstrom, das nördliche Atlantische Meer, das norwegische Nordmeer, die Nordsee (Gran, Ostenfeld, O. Paulsen)[4].

Die nordischen Meere sind viel reicher an Plankton als die wärmeren, offenen Ozeane, welche im allgemeinen arm an Individuen, aber reich an Arten sind.

Das Salzwasser-Plankton pflegt man in folgende Floren einzuteilen:

1. Das Küstenplankton (neritisches P.) und
2. Das Hochseeplankton (ozeanisches P.).

Küstenplankton ist an die Küsten gebunden; in den Tropen besteht es aus Diatomeen, Cyanophyceen und Peridineen, ist aber noch

[1]) Gran 1902.

[2]) Cleve 1897, 1901; Gran 1900, 1902; Ostenfeld 1898—1900.

[3]) Neuere Litteratur siehe namentlich C. Hansen Ostenfeld 1909, 1913; H. Lohmann 1912 a, b, c; Pavillard 1905.

[4]) Paulsen 1909.

nicht gut bekannt. In den gemäßigten Zonen sind in der kalten Jahreszeit die Assoziationen identisch mit denen, die während des Sommers in der arktischen Region leben, nur in der warmen Zeit sind sie verschieden. *Diatomaceae* herrschen in den gemäßigten Zonen außer im Spätsommer und Herbst, wo das Wasser mit einer Temperatur von etwa 20° C. am wärmsten ist. In dieser Zeit sind Peridineen oder, in brackischem Wasser, *Cyanophyceae* (*Nodularia*) und andere die charakteristischen Arten. Vom arktischen Küstenplankton ist bekannt, daß während des Frühlings zahlreiche Diatomeen an der Unterseite des Eises leben[1]), daß aber, wenn das Eis verschwindet, pelagische Diatomeen und gelbe Flagellaten herrschen.

Das Küstenplankton ist oft sehr reich an Individuen. Nathansohn meint, daß dies eine Wirkung der vertikalen Meeresströmungen ist, welche Nahrungsstoffe von der Tiefe des Meeres emportreiben. Durch den ständigen Verbrauch von Nahrung an der Oberfläche und durch Niedersinken von toten Organismen wird das Oberflächenwasser nahrungsarm; er meint nachweisen zu können, daß dort, wo vertikale Strömungen vorkommen, wo also Wasser, in welchem lange kein Plankton gelebt hat, zur Oberfläche kommt, Planktonmaxima entstehen, selbst wenn es nicht an der Küste ist[2]).

Hochseeplankton, d. h. das Plankton des offenen Meeres, besteht aus Peridineen und Coccolithophorideen, aber auch Cyanophyceen, Diatomeen in verhältnismäßig wenigen Arten, und *Halosphaera* finden sich. Es enthält in den Tropen *Trichodesmium*, eine große Zahl von Arten der Peridineen und Coccolithophoriden, in gemäßigten und kalten Meeren Peridineen und Diatomeen.

Die meisten Arten, die zum Küstenplankton gehören, verbringen nur einen Teil ihres Lebens pelagisch, während der übrigen Zeit liegen sie, glaubt man, als Sporen usw. auf dem Boden; Hochseeplankton dagegen lebt stets freischwebend im Wasser; Dauersporen sind bei ihm unbekannt. Einige Arten, z. B. *Rhizosolenia styliformis*, erzeugen Mikrosporen, wie sie indessen auch bei Küstenformen bekannt sind[3]).

Die Tiefe, bis zu der das pflanzliche Plankton in der See herabgeht, ändert sich je nach der größeren und geringeren Durchsichtigkeit des Wassers usw. (vergl. S. 144)[4]).

---

[1]) Vanhöffen 1897.

[2]) Nathansohn 1906, 1908.

[3]) Gran 1902; G. Karsten 1905—7; P. Bergon 1907.

[4]) Übersicht über neuere Plankton-Untersuchungen vergl. Journ. of Ecology. II, 123.

Formation des Halo-Saproplankton

Es scheint wahrscheinlich, daß es ein Plankton gibt, welches in ruhigen Stellen im Innern von Buchten, in Lagunen, in salzigen und brackischen Wassertümpeln zu finden ist, und welches gleich dem in nahrungsreichen, besonders stickstoffreichen süßen Gewässern lebenden, überwiegend aus saprophytischen Kleinwesen besteht. Hierüber scheint indessen noch sehr wenig bekannt zu sein, das meiste dreht sich um die Vereine von roten Bakterien, die an vielen Küsten, jedenfalls nordeuropäischen, vorkommen, worüber Warming u. a. publiziert haben[1]). Bemerkt kann ferner werden, daß das gewöhnliche Phytoplankton der Meere außer Bakterien auch verschiedene andere saprophytische Formen enthält, z. B. einige farblose Peridineen.

Formation des Halo-Megaplankton (die Sargassumassoziation)

Seit Columbus wissen wir, daß es ein großes Gebiet im Atlantischen Ozean zwischen etwa 22—35° nördl. Br. und 40—75° westl. L.[2]) gibt, wo große Massen von schwimmenden Algen vorkommen, zu denen wenigstens zwei Arten von *Sargassum* gehören: *S. natans* (*S. bacciferum*), welche die häufigste ist, und *Sargassum fluitans*[3]). Sie kommen gemischt vor. Diese Algen sind gelbbraun bis olivengrün und liegen gewöhnlich in langen Streifen parallel dem Winde. Sie sind immer steril. Einige Botaniker haben gemeint, daß sie alle losgerissene Stücke seien von Pflanzen, welche an den Küsten des tropischen Amerikas festsitzen und von dort durch die Meeresströmungen in die Hochsee hinausgetrieben werden, hier eine Zeitlang herumtreiben und dann nach kurzer Zeit zugrunde gehen. Nach anderen Forschern und nach der neueren Behandlung der Frage[4]) setzen die Algen hier indessen ihr Wachstum fort und vermehren sich durch Freiwerden der Seitensprossen, indem sie von hinten absterben. Sie sind hier also echt pelagische Oberflächenalgen (Makroplankton). Von welcher Spezies das *Sargassum natans* (S. 273, Fig. 141) abstammt, ist vorläufig unsicher, und ob die Arten an Amerikas Küsten festsitzen, ist auch unbekannt. Bekannt ist, daß eine ganz eigentümliche Tierwelt diesen schwimmenden Algenmassen vergesellschaftet ist.

Ein analoges Vorkommen in der Ostsee ist das Auftreten von losen, auf dem Boden freiliegenden, abnorm ausgebildeten Exemplaren von *Ascophyllum nodosum*, das auch im nördlichen Atlantischen Ozean als

---

[1]) Warming 1875; vergl. übrigens Kap. 46.

[2]) Nach Krümmel. Winge (Botan. Tidsskr. 33, 1913) setzt die Grenzen etwas anders.

[3]) Börgesen 1909, mit Hinzufügung 1914.

[4]) Sauvageau 1907, Winge (1913) und F. Börgesen (1914), wo weitere Litteratur.

Schwebealge vorkommt. Im Indischen und Stillen Ozean kommen einzelne treibende Pflanzen oder unbedeutende Anhäufungen vor, aber so große Ansammlungen wie im Atlantischen Ozean sind nicht bekannt (Reinbold).

44. Kap. **Halonereïden (steinliebende Hydrophyten des Salzwassers)**

Die Halonereïden bilden eine untergetauchte, an Felsen, lose Steine, Schneckenschalen u. ähnl. feste und harte Unterlagen an den Küsten gebundene Vegetation. Viele der Arten, die sich auf dieser Unterlage finden, wachsen auch epiphytisch, z. B. auch an Pfählen im Wasser. Die Salzwasservereine werden nur von Algen gebildet, die hier ihre höchste und reichste Entwicklung erreichen, in vier Farben (blaugrün, rein grün, braun und rot) und mit einem außerordentlichen Formenreichtum auftreten.

Die chemische Natur des Bodens spielt eine gewisse Rolle, soweit man weiß nur eine geringe, und es handelt sich gewiß nur um das Vorkommen von Kalk; einzelne Algen gedeihen nur in Kalk, den sie mit hyphenähnlichen Fäden durchbohren, oder worauf sie Erosionsfurchen bilden[1]; die meisten anderen wachsen gleich gut auf Steinen wie z. B. auf Pfählen, Tierschalen oder auf anderen Algen. Nach Wille sind die Tierschalen durch besondere Assoziationen ausgezeichnet, z. B. *Tilopteridaceae*. Klimatische Einflüsse sind ökologisch von geringer Bedeutung.

Anpassungen zeigen sich namentlich in folgendem:

Die Festigkeit des Bodens macht Haftorgane (Hapteren,締Hafthaare, „crampons" französischer Autoren) notwendig, die bei den Algen bisweilen „Wurzeln" genannt werden. Sie treten wesentlich in zwei Typen auf: als kreisrunde Scheiben (z. B. bei *Fucus vesiculosus*, *Laminaria*-Arten; Fig. 183), oder sie sind finger- bis fast korallenförmig verzweigt (*Laminaria saccharina* u. a. A.; *Agarum Turneri*; Fig. 182); diese letzteren bestehen bisweilen nur aus einzelnen Zellen oder Rhizoiden. Die Anpassungsmittel zum Festhalten hat namentlich Wille[2]) behandelt.

Anatomisch betrachtet haben die Haftorgane in einigen Fällen den Bau von Wurzelhaaren, in anderen Fällen sind sie solide, vielzellige Körper. Die festeste Anheftung haben krustenartige Algen, wie *Lithothamnium*, *Lithophyllum*, *Hildenbrandia*, *Lithoderma* u. a., die den

---

[1]) Chodat 1902; Huber 1906; Lagerheim 1892; Cohn 1893; Nadson 1900; M. le Roux 1907; P. Boysen-Jensen 1909.

[2]) Wille 1885; Warming 1881 (Podostemaceen). Siehe auch Fig. 138.

Stein in Krusten überziehen. Eine besondere Stellung nehmen Diatomeen und Desmidiaceen ein, die mit Schleim auf anderen Körpern sitzen. Ebenso die kalkbohrenden Algen[1]). Kriechende (wandernde) Steinalgen sind selten, finden sich aber unter den Florideen und bei *Caulerpa*-Arten.

Intercellular-Räume fehlen ganz oder sind jedenfalls sehr klein und kaum lufthaltig (Ausnahmen sind die Schwimmapparate gewisser in

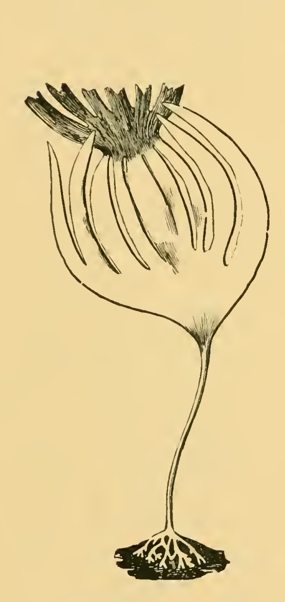


Fig. 182. *Laminaria digitata*, sehr verkleinert (nach Farlow).



Fig. 183. Die Rotalge (Rhodophycee) *Gigartina mamillosa* in natürlicher Größe. *a* fruktifizierend (nach Luerssen).

der litoralen Region oder in niedrigem Wasser lebenden Algen, z. B. von *Fucus vesiculosus*, *Halidrys siliquosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Sargassum*, *Cystoseira*, *Scytosiphon lomentaria*). Durch dieses Merkmal tritt die lithophile Vegetation in scharfen Gegensatz zu jeder anderen Wasservegetation. Der Grund ist vermutlich der, daß alle Pflanzen

[1]) Bornet und Flahault 1889.

jener Vegetation in bewegtem Wasser leben, wo ihnen reichlich Luft zugeführt wird.

Für die vielen lithophilen Algen, welche in stark bewegtem Wasser, in der Brandung an der Felsenküste leben, ist es notwendig, daß sie Widerstand gegen Zerreißung leisten können. Zugfeste Konstruktionen entstehen durch mechanisches Gewebe, meist durch kollenchymatisches, auf verschiedene Weise[1]).

Ausscheidung von kohlensaurem Kalk in den Zellwänden kommt bei einem Teile der Algen vor. Sie spielt jedenfalls bei einigen eine mechanische Rolle und scheint in anderen Fällen zur Verlängerung des Lebens zu dienen; gewisse inkrustierte Algen sind mehrjährig, während ihre nicht inkrustierten Verwandten einjährig sind (Wille).

Starke Schleimbildung findet sich bei vielen Arten, besonders solchen, die in der litoralen Region wachsen, und dient vielleicht als Schutz gegen Verdunstung während der Ebbe, und wird unzweifelhaft auch den starken Anprall der Brandung, die die Pflanzen gegeneinander und gegen die Felsen schleudert, vermindern.

Weiter sind als Anpassungen zum Leben im Wasser zu erwähnen: Der Mangel an Spaltöffnungen, der verholzten Elemente und der Gefäße, die Bildung von assimilierenden Chromatophoren in der äußersten Zellschicht usw. sind allgemeine, auch hier vorkommende Hydrophytenmerkmale. Das Assimilationsgewebe reicht bis zur Oberfläche; viele Algen haben überdies (nach Wille) ein inneres Assimilationsgewebe, das die durch Atmung in den inneren Geweben gebildete Kohlensäure verarbeitet.

Die **Pflanzenformen** der steinliebenden Meeresalgen sind überaus verschieden und können bei weitem nicht alle mit den Umgebungen in Anpassungseinklang gebracht werden[2]). Ein ökologisches Verständnis ist wohl in sehr wenigen Fällen und nur teilweise erreicht worden. Es gibt einerseits krustenförmige, die für den Aufenthalt in stark bewegtem Wasser besonders geeignet sind; aber viele krustenförmige Algen wachsen, wie angeführt, in tiefem und daher wenig bewegtem Wasser. Es gibt Arten, die den Kiemen analog gebaut, d. h. in haarfeine Zipfel aufgelöst sind, wodurch die Oberfläche viel größer und die Assimilationstätigkeit gesteigert wird; es gibt Arten mit fadenförmigen, unverzweigten Körpern, die sich in dem Wasser wellenförmig bewegen, z. B. *Chorda filum*; ferner Arten mit blattförmigen Körpern, z. B. *Laminaria*, *Ulva*, *Monostroma*, und namentlich viele Florideen, z. B. *Delesseria*[3]). Vergl. Fig. 182—187, 188.

[1]) Wille 1885.

[2]) Oltmanns 1905.

[3]) Vergleiche hierüber die speziellen algologischen Werke und Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien Bd. 1, Abt. 2. Auch z. B. Reinke.



Fig. 184. *Delesseria sanguinea*; etwa $^{1}/_{3}$ der natürlichen Größe. (Nach Warming-Möbius.)



Fig. 185. *Ceramium diaphanum*; natürliche Größe. (Nach Warming-Möbius.)



Fig. 186. *Fucus vesiculosus*, Blasentang mit luftführenden Schwimmblasen (*a*) und den Anschwellungen der die Geschlechtsorgane enthaltenden Zweigspitzen. (Nach Warming-Möbius.)



Fig. 187. *Fucus serratus*, Sägetang; ohne Luftblasen.
a Zweigspitze einer männlichen Pflanze in natürlicher Größe; *b* Querschnitt durch ein Zweigstück einer weiblichen Pflanze mit den Oogonienbehältern. 1 : 4. (Nach Warming-Möbius.)

Die Meeresalgenvereine. Floristisch bestehen zwischen den verschiedenen Meeren große Unterschiede; aber auch an den einzelnen Küsten gibt es geographische Verhältnisse, die auf dem abweichenden Haushalte der verschiedenen Arten an den äußerst verschiedenen Standorten beruhen, was hier auch besprochen werden muß.

Die ökologischen Unterschiede hängen besonders von Verschiedenheiten in der Wärme, dem Salzgehalte, der Bewegung und der Beleuchtung des Wassers wie auch vom Schwanken dieser Verhältnisse ab, weiter von der Neigung des Bodens, der Art des Gesteins usw.; besonders wichtig ist aber das Vorkommen oder Fehlen von Ebbe und Flut[1]) (Kap. 20).

Der Wärmegrad des Meerwassers ist wichtig. Die kräftigsten „Tangwälder" werden in den kältesten Meeren entwickelt (Eismeer, nördlicher Atlantischer Ozean, Küsten des Feuerlandes, Südspitze von Afrika), wahrscheinlich, weil das kalte Wasser reicher an Sauerstoff und Kohlensäure ist, daher kräftigere Assimilation und Atmung möglich ist. In den südlichen Meeren (Chile usw.) finden sich Individuen von ganz enormer Länge (*Macrocystis pyrifera* nach Skottsberg wohl 60 m lang, *Durvillea*, *Lessonia*); in den nördlichen erreichen *Laminaria*-Arten eine sehr bedeutende Größe, z. B. *L. longicruris* im grönländischen Meere 25 m, *Nereocystis* im Pazifischen Ozean 100 m. In den tropischen Meeren sind die Arten durchgehends kleiner. Im nördlichen Eismeer kann die Temperatur des Wassers in der Tiefe, wo die reichste Vegetation auftritt, zu keiner Jahreszeit über 0° C betragen[2]).

Auch die Entwicklungsphasen der Arten werden (nach Rosenvinge u. a.)[3]) von den Jahreszeiten stark beeinflußt, und mehrere Arten sehen zu verschiedener Zeit höchst abweichend aus. Einige sind einjährig (z. B. *Chorda*, *Nereocystis* u. a. Laminariaceen); von anderen überwintern größere oder kleinere Teile, z. B. die Haftorgane oder die unteren Teile des Thallus; *Rhodomela subfusca* trägt in der Ostsee im April bis Mai ein reich verzweigtes Sproßsystem mit Fortpflanzungsorganen, die später abgeworfen werden. *Desmarestia aculeata* sieht gleichfalls zu verschiedenen Jahreszeiten sehr abweichend aus. Einige (z. B. *Delesseria sanguinea*) fruktifizieren nur im Winter. Kjellmans bemerkenswerte Aufklärungen über das Algenleben in hochnordischen Meeren wurden S. 32 erwähnt.

Der Salzgehalt des Wassers ist der zweite äußerst wichtige Faktor, der in die Zusammensetzung und das Gepräge der Vegetation eingreift. Je weiter wir von der Nordsee zur Ostsee vordringen, desto

---

[1]) Börgesen 1905; Beobachtungen von den Färöern.

[2]) Kjellman 1875 für Spitzbergen, Rosenvinge für Scoresby Sound.

[3]) Rosenvinge 1898; vergl. Oltmanns 1905.

süßer wird das Wasser (S. 358), und desto ärmer und verkrüppelter wird im ganzen die Vegetation[1]). Das sibirische Eismeer ist gleichfalls artenarm, teils weil der Boden großenteils Sand oder Ton ist, teils wohl auch wegen des vielen, aus Sibirien kommenden Süßwassers.

Gegen Schwankungen in dem Salzgehalt und der Wärme sind viele Arten sehr empfindlich. Einige Arten können eine geringe Verminderung des Salzgehaltes nicht ertragen, andere können sich nach den Verhältnissen einrichten.

Die Bewegung des Wassers (Brandung, Strömung) und demzufolge die größere Frische (Sauerstoffreichtum) und die größere Nahrungszufuhr greifen ebenfalls in die Verteilung ein (vergl. S. 149). Die Algenflora der stark exponierten Vorberge und der besser geschützten Felsen im Inneren der Fjords ist gewöhnlich sehr verschieden; vergl. z. B. Hansteens Untersuchungen über die Flora außerhalb und innerhalb der norwegischen Schären und Börgesens an den färöischen Küsten (1905).

Hedvig Lovén untersuchte die Luft in den Luftblasen der Algen und die Atmung der Algen und kam unter anderem zu folgenden Ergebnissen: Die Luft in den Fucaceenblasen hat eine andere Zusammensetzung als die Luft im Wasser; die Sauerstoffmenge ist mittags am größten, nachts am kleinsten. Die Algen können jede Spur Sauerstoff des Wassers absorbieren, aber ziemlich lange in ganz sauerstofffreiem Wasser leben und in diesem bedeutende Mengen von Kohlensäure ausscheiden. Fehlt im Wasser Sauerstoff, so können sie den Sauerstoff in den Blasen vollständig verbrauchen.

Das Licht ist der fünfte sehr wichtige Faktor (vergl. S. 144—146). Erstens hat die Lichtstärke Bedeutung; die Grünalgen sind die am meisten lichtliebenden Algen, und dieses ist nach Kjellman vielleicht ein Grund, weshalb sie im nördlichen Eismeere verkrüppelt und in geringer Zahl vorkommen (an den Felsenküsten Grönlands sind sie jedoch üppig entwickelt); bemerkt kann doch werden, daß die oberste Algenvegetation dort vielfach durch die Bewegungen des Eises leidet; dadurch werden die Felsen kahl. — Je weiter man in die Tiefe hinabdringt, desto mehr Licht wird absorbiert, desto weniger Arten sind vorhanden, und zuletzt hören sie ganz auf. Nach Berthold[2]) sind die Florideen im allgemeinen schattenliebende Pflanzen. Derselbe fand bei Neapel eine üppige Algenvegetation in einer Tiefe von 120 bis 130 m, während in den arktischen wie im Nordatlantischen Ozean selbst in einer Tiefe von nur 50 bis 60 m eine ärmliche Vegetation lebt[3]). Der verschiedene Lichtbedarf der Algen verteilt sie nach Tiefenzonen.

---

[1]) Svedelins 1901.

[2]) Berthold 1882; vergl. Oltmanns 1905.

[3]) Rosenvinge 1898; Börgesen 1905.

Eine Tiefwasserflora kann man bisweilen im Meeresniveau in Höhlen der Felsen finden, z. B. auf den Färöer[1]. Falkenberg schreibt von einer Grotte bei Neapel, daß sich „trotz des niedrigen Wasserstandes hier an den dunkelsten Stellen Algen finden, die sonst als charakteristische Pflanzen in einer Tiefe von 50—60 m im Golfe leben".

Auch die Lichtfarbe beeinflußt höchst wahrscheinlich die Verteilung der Algen in Stufen auf den Felsen der Küsten; jedenfalls verändert sich die Farbe mit der Tiefe, die Zusammensetzung des Lichtes wird geändert (die langwelligen, roten und gelben Strahlen gehen am schnellsten verloren) und die Farbe der Algen steht in einem gewissen Verhältnis hierzu. Engelmann hatte 1883 den Satz aufgestellt, daß die Farben der Algen komplementär sind zu der im Wasser dominierenden Lichtfarbe, und Gaidukow schloß sich 1902 dem an. Damit sollte die Erklärung dafür gegeben werden, daß die Rotalgen am tiefsten hinabsteigen, weil sie in dem dort herrschenden blauen Lichte am besten assimilieren. Nach anderen aber (wie W. Magnus, Schindler u. a.) solle eine solche „chromatische Adaptation" nicht existieren (?); die Rotalgen seien vorzugsweise „Schattenpflanzen". Die Blaufärbung vieler Waldschattenpflanzen (*Asarum*, *Galium silvaticum* usw.) spricht auch für die erstere Ansicht, da ja bekanntlich im Walde zunächst die kurzwelligen Strahlen vernichtet werden (vergl. Kissling u. a.).

Tatsache ist nun jedenfalls, daß die Algen der Küstenfelsen in verschiedene Tiefenstufen verteilt sind. Agardh[2] benannte sie „Reiche" (Regnum Zoospermarum, Olivacearum, Floridearum); Lyngbye[3] „Regionen". Örsted[4] war der erste, der die Verbindung zwischen Lichtfarbe und Tiefenstufen feststellte; im Öresund fand er drei „Regionen", die der Grünalgen, Braunalgen und Rotalgen.

Kjellman[5] hat folgende Gürtel oder Stufen („Regionen") aufgestellt, welche der Küste parallel verlaufen, und deren jede in eine große Menge von kleinen „Formationen" geteilt, je nachdem die Wasserbewegung stärker oder geringer ist oder ob andere Faktoren einen Einfluß ausüben. „Ebbe und Flut" sind es, welche die wichtigste topographische und biologische Scheidung bestimmen; während der Zeit der Ebbe werden viele Algen trocken gelegt, der Verdunstung und einem stärkeren Lichte ausgesetzt.

1. Der litorale Gürtel, zwischen der höchsten Flut und der niedrigsten Ebbe, mit vielen Grünalgen, Braunalgen und einzelnen Rotalgen; zur Zeit der Ebbe liegen sie bloß; viele können fast amphibisch genannt

[1] Vergl. Börgesen 1905.
[2] Agardh 1836.
[3] Lyngbye 1836.
[4] Örsted 1844.
[5] Kjellman 1877, 1878.



Fig. 188. Exponierte Strandfelsen auf den Färöern, während der Ebbe. Die Hauptmasse der Algen ist *Himanthalia lorea*; es kommen ferner auf dem Bilde vor: junge *Alaria esculenta* und rechts, zwischen den Balanen, *Callithamnion arbuscula*. (Phot. Dr. Börgesen.)

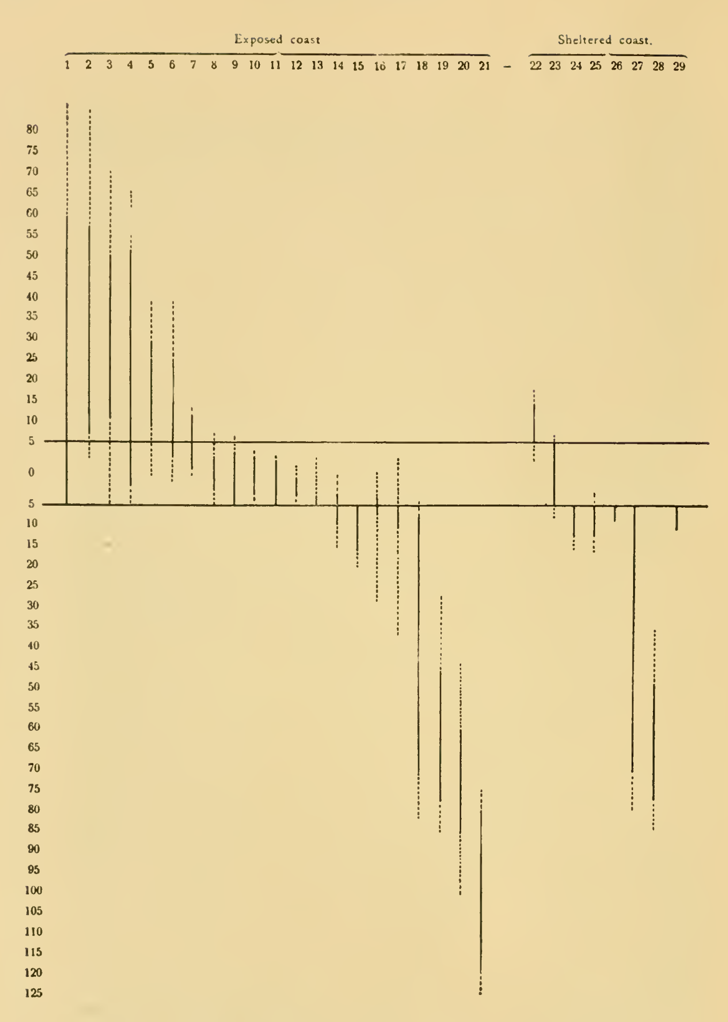


Fig. 189. Schematische Darstellung der Algen-Verteilung nach der Höhe auf den Felsen an den Küsten der Färöer nach Börgesen (1905).
Die linke Zahlenreihe gibt (in Fuß) die Höhe über oder unter dem mittleren Wasserstande (0) an. Zwischen den beiden starken horizontalen Linien liegt das Ufer. Die horizontale Zahlenreihe bezeichnet die in der nebenstehenden Liste (S. 383) angegebenen Arten.

Liste zu Figur 189.

1. *Hildenbrandia* mit Flechten.
2. Chlorophyceen an exponierten Küsten, *Prasiola crispa, Rhizoclonium, Enteromorpha, Prasiola stipitata.*
3. *Porphyra.*
4. *Rhodochorton.*
5. *Bangia, Urospora.*
6. *Fucaceae* an exponierten Küsten, *Fucus spiralis, Fucus inflatus.*
7. *Callithamnion.*
8. *Rhodymenia.*
9. Küsten-*Corallina.*
10. *Monostroma*
11. *Acrosiphonia, Polysiphonia*
12. *Gigartina*
13. *Himanthalia* (10.–13. gehören zur Küsten-*Corallina.*)
14. *Phymatolithon.*
15. Sublitorale *Corallina.*
16. *Laminaria digitata*
17. *Alaria*
18. *Laminaria hyperborea* (16.–18. Laminariaceen an exponierten Küsten)
19. *Desmarestia* an exponierten Küsten.
20. *Lithoderma.*
21. Sublitorale Florideen.
22. *Chlorophyceae* an geschützten Küsten, *Enteromorpha.*
23. *Fucaceae* an steinigen Küsten, *Pelvetia, Fucus vesiculosus, Ascophyllum, Fucus inflatus.*
24. *Stictyosiphon.*
25. *Monostroma, Enteromorpha.*
26. *Halidrys.*
27. Laminariaceen an steinigen Küsten, *Laminaria faeroensis, Laminaria hyperborea.*
28. *Desmarestia* an steinigen Küsten.
(29. *Zostera.*)

werden und an sonnigen schattenlosen Tagen stark eintrocknen. Dieser Gürtel kann bedeutend sein; der Gezeitenunterschied kann bis viele Meter betragen.

2. Der sublitorale Gürtel unterhalb der niedrigsten Ebbe bis 20 Faden (40 m) Tiefe und tiefer; alle Farben sind vertreten. aber die Grünalgen hören auf, und die Rotalgen werden nach der Tiefe relativ zahlreicher.

3. Der elitorale Gürtel geht unterhalb des vorigen soweit wie das Licht hinab und ist sowohl an Arten als an Individuen ärmer; diese werden kleiner und verkrüppelt, was schon Lyngbye bekannt war.

Diese Einteilung ist jetzt allgemein angenommen, mit kleineren Abweichungen bei den verschiedenen Forschern (z. B. Hansteen, Gran, Schiller, Börgesen, Helgi Jónsson, Reinke, Cotton, Davis, Kylin u. a.).

Rosenvinge und Börgesen[1]) z. B. fanden, daß die litorale Stufe dort gesetzt werden muß, wo die Algenvegetation anfängt, auf den Färöer hoch oberhalb der höchsten Flutgrenze, an einigen Stellen bis 25—30 m Höhe, was von der Steilheit der Felsen und der ungeheuer starken Brandung abhängt, welche das Wasser hoch hinaufschleudert. In ihn sind an den Felsen auch Flechten eingemischt, wie *Verrucaria maura* u. a. Arten, *Lichina, Ephebe.* Diese Arten sind jedenfalls teilweise als aerobiotische zu betrachten, denn sie müssen längere Trockenperioden aushalten können. Eine elitorale Stufe erkennen sie nicht an.

---

[1]) Rosenvinge 1898; Börgesen 1905.

Helgi Jónsson[1]) schiebt für Island einen semilitoralen Gürtel ein, zwischen dem *Fucus*- und dem Laminariagürtel, welcher in dem sublitoralen oberhalb des Bereiches der Rhodophyceen tonangebend ist.

Von den Haarbildungen der Algen sind einige assimilierend (z. B. bei *Desmarestia aculeata*, *Chorda tomentosa*), andere farblos (besonders bei den Braun- und Rotalgen). Diese werden stärker entwickelt, wenn das Licht stärker ist, und Berthold hat die kaum richtige Meinung ausgesprochen, daß sie die Aufgabe hätten, die Beleuchtung zu regulieren; sie sind wohl nach Rosenvinge[2]) am ehesten Absorptions- oder Atmungsorgane.

Die genannten Faktoren beeinflussen die Vegetation sowohl im großen als im kleinen und tragen, vermutlich mit anderen Faktoren (z. B. mit der Art des Bodens), dazu bei, auch im kleinen eine Menge standortliche Unterschiede, eine Menge von oft sehr kleinen Assoziationen hervorzurufen, deren Gepräge hauptsächlich einer Art oder einigen wenigen Arten, die die Hauptmasse bilden, sein Dasein verdankt. Hayrén[3]) z. B. zeigte, welche ungeheuer große Menge von kleinsten Standorten am Meeresstrande Finlands vorkommen, jeder mit seiner speziellen Flora.

Kjellman und andere haben diese kleinen Vereine „Formationen" benannt. Börgesen, Cotton[4]), Davis u. a. nennen sie richtiger „Associationen". Die steinliebenden Algen scheinen, trotz der großen, aber keineswegs fundamentalen Formverschiedenheiten, nur eine einzige, allerdings sehr große und formenreiche Formation bilden zu können, welche vielleicht je nach örtlichen Verschiedenheiten in Gruppen (Subformationen) geteilt werden kann. Die Zahl der Assoziationen wird jedenfalls ungeheuer groß werden.

In den großen Gesellschaften mächtiger Algen, z. B. zwischen den *Laminaria*-Stielen, finden viele schwächere Formen einen günstigen Platz, ganz wie die Kräuter der Bodenvegetation in den Wäldern. Auch eine Menge von Epiphyten kommen in den Algenwäldern vor[5]).

Verschiedenheiten der Jahreszeiten. Da die angeführten Faktoren zu verschiedenen Jahreszeiten mit ungleicher Stärke wirken, entstehen auch zeitliche Unterschiede in der Entwicklung der Ernährungs- und der Fortpflanzungsorgane. Jede Art der Meeresalgen scheint ihre bestimmte Entwicklungszeit zu haben, die z. B. unter verschiedenen Breitengraden verschieden sein kann: Arten, die bei uns mit dem Beginne des Sommers verschwinden, können im Eismeere den

[1]) Helgi Jonsson 1911.
[2]) Rosenvinge 1912.
[3]) Hayrén 1914.
[4]) Cotton 1912.
[5]) Börgesen 1905, Fig. 161. Tobler, Epiphyten der Laminarien (Englers Jahrb. XLIV, 1910).

ganzen Sommer fortdauern (Rosenvinge). In unseren Meeren weicht die sommerliche Algenvegetation von der winterlichen stark ab (Kjellman, Rosenvinge), und selbst unter der südlichen Breite Neapels beobachtet man dasselbe (Berthold), Hier sind vielleicht Beleuchtung und Wellenschlag entscheidend, aber unter höheren Breiten spielt wohl die Wärme die größere Rolle.

Die eigentümliche Pflanzengruppe der Diatomeen verdient besonders hervorgehoben zu werden, weil ihre Formverhältnisse von allen anderen abweichen; zu ihnen gehören die Grunddiatomeen und biologisch verschiedene Typen: es gibt frei bewegliche, die auf der Unterlage (Steinen, anderen Algen) umherkriechen, und gestielte, unbewegliche Formen, die besonders die Randzonen der Salzgewässer bewohnen, sich leicht losreißen und dann mit dem Plankton vermischen können (Schütt); vergl. S. 365.

Feuchte Felsen können eine Vegetation von Luftalgen (aërobiotischen Algen) tragen, die eine Übergangsform zwischen der untergetauchten Felsenvegetation und der Landvegetation bildet. Eine supralitorale Stufe tritt hier vermittelnd auf. An Felsenküsten kann, wie oben erwähnt, der Gischt der Brandung bisweilen besonders hoch hinauf reichen, und an solchen Orten können Meeresalgen (*Ulothrix*, *Enteromorpha* u. a.) weit über dem höchsten Wasserstande vorkommen (Rosenvinge, Börgesen u. a.). Der Haushalt dieser Vereine ist jedoch kaum wesentlich von dem der im Wasser lebenden verschieden, obgleich die betreffenden Arten besonders ausgerüstet sein müssen, um größere Trockenheit als die untergetauchten auszuhalten.

45. Kap. **Vereine der submersen Salz-Wasserpflanzen auf losem Boden**

Der Bau des Bodens ist der S. 74—76 erwähnte, aber die Poren sind mit Wasser erfüllt, und die Luft ist sicher in äußerst geringer Menge vorhanden, wenn sie überhaupt vorkommt.

Die Beschaffenheit des Bodens kann zwischen reinem Sande, der meist Quarzsand, in den Tropen auch Korallensand ist, und je nach der Stärke der Wellenbewegung mehr oder weniger kleine Steine oder Schalen von Meerestieren beigemischt enthalten kann, Ton und Schlamm (S. 116) wechseln. Diese Unterschiede spielen sicher eine gewisse floristische und ökologische Rolle; nach Wille ist Schalenboden durch besondere Algengesellschaften, z. B. durch *Tilopteridaceen*, ausgezeichnet. Hierüber weiß man im übrigen noch nicht viel Sicheres. Eine besondere Rolle spielt der Schlamm, der aus toten, organischen Resten gebildet ist.

Die Bewegung des Wassers hat eine große gestaltende und floristische Bedeutung; sie hängt von topographischen Verhältnissen sowie von den Gezeiten, den Winden u. a. m. ab. Stark bewegter Meeresboden ist sicher ganz pflanzenlos, z. B. große Gebiete des Bodens der Nordsee. Helgoland liegt wie eine Oase in einer Sandwüste, weil der Sand ununterbrochen durch Wellenschlag und Ebbe und Flut in Bewegung gesetzt wird (Reinke).

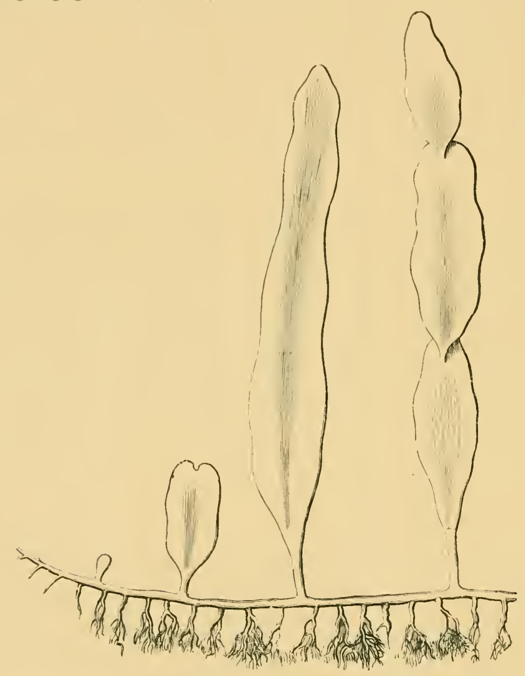


Fig. 190. *Caulerpa prolifera*; nach Reinke. (Aus Warming-Johannsen.)

Eine große Rolle spielt auch der Salzgehalt des Wassers (vergl. S. 148, 358).

Die Flora des losen Bodens besteht aus weit weniger und auch einfacheren und einförmigeren Algen als die des Felsbodens, dagegen sind hier vorzugsweise die Blütenpflanzen zu finden. Hieraus ergeben sich mehrere bedeutende Abweichungen von der lithophilen Vegetation, namentlich folgende:

1. Wurzeln oder andere Organe, die sich wurzelartig im Boden verzweigen, dienen zur Befestigung der Pflanzen und zur Nahrungs-

aufnahme; andere besondere Haftorgane fehlen. Die Wurzeln erreichen jedoch, wie bei den Wasserpflanzen im allgemeinen, nicht die Ausdehnung und die Verzweigung wie bei den Landpflanzen. Verschiedene tropische Algen, wie *Udotea*, *Halimeda*, *Penicillus*, welche auf losem, sandigen oder schlammigen Boden wachsen, werden dort befestigt und nehmen vielleicht auch (?) Nahrung auf durch die hyphenähnlichen Haare, welche von dem unteren Teile des Thallus ausgehen und in den Boden eindringen (Fig. 190, 191). Dasselbe gilt für die Characeen.

2. Wagerechte auf oder meist in dem Boden wachsende Rhizome oder solchen analoge Teile (z. B. bei der Alge *Caulerpa*) sind sehr verbreitet, woraus eine gesellige, dichte, an Individuen reiche Vegetation



Fig. 191. *Halophila Aschersonii* (natürl. Größe) von Dänisch-Westindien. (C. H. Ostenfeld, 1902.)

hervorgeht (z. B. „Wiesen" von „Seegräsern", wie *Zostera*). Dieser Wuchs steht in deutlichem Einklange mit der losen Bodenbeschaffenheit (S. 78).

3. Die den Wasserpflanzen eigentümlichen großen, mit Luft erfüllten Interzellularräume (S. 206) unterstützen alle im Wasser untergetauchten Organe der Gefäßpflanzen bei der Atmung. Außerdem werden diese Lufträume für die Atmung der Wurzeln und der Rhizome, die im Boden leben, notwendig sein, weil jeder unter Wasser liegende Boden ungefähr die möglichst dichte Lagerung seiner Teilchen hat und weil die Wurzeln und die Rhizome gewiß in einem an Sauerstoff sehr armen Boden leben, da dessen Poren ganz mit Wasser erfüllt sein werden, das nicht leicht erneuert wird.

Nach der Beschaffenheit des Bodens müssen diese Wasserpflanzen in mehrere Formationen geteilt werden.

1. Die der saprophytischen Mikrophyten auf Schlammböden, die reich an organischen Stoffen sind,
2. Die Vereine der autophyten Pflanzen, Algen und Blütenpflanzen, auf Sand- und Lehmböden.

I. Formation. Saprophytische Schlammboden-Vereine

Organischer Schlick, d. h. ein von faulenden und verwesenden organischen Teilen erfüllter schwarzer Schlamm, wimmelt von gewissen niederen Tieren, läßt aber kein höheres, autophytes Pflanzenleben gedeihen, wohl aber eine reiche Flora von Bakterien und anderen Saprophyten, welche lose auf oder in dem Schlammboden liegen oder nur durch Schleimhüllen an dem Schlamme befestigt sind. In solchem an Fäulnisstoffen reichem Boden wird sich wohl immer sehr wenig oder gar kein Sauerstoff vorfinden, so daß die dort lebenden Organismen vorzugsweise anaërob sein müssen.



Fig. 192. Schwefelbakterien (*Beggiatoa alba*). *a* mit reichlichem Inhalt an Schwefelkörnern; *b* und *c* nach eintägigem und dreitägigem Aufenthalte in schwefelwasserstofffreier Flüssigkeit; die Schwefelkörner verschwinden zuletzt ganz (Winogradsky).

A. Solcher Boden befindet sich besonders in ruhigen Buchten und in seichten Strandtümpeln mit Brackwasser. Hier sieht man oft Anhäufungen von Tangen und anderen Algen, die einen an Individuen und an Arten reichen Verein bilden (litorale Vereine)[1]). Die Schwefelbakterien (Beggiatoen, die Purpurbakterien) scheiden hier wie in den heißen Quellen in ihrem Inneren Schwefel ab (was Cohn zuerst nachgewiesen hat), indem sie den bei der Wechselwirkung zwischen den toten organischen Teilen und den Schwefelverbindungen des Wassers gebildeten Schwefelwasserstoff aufnehmen und diesen dann zu Schwefel und Wasserstoff oxydieren. Nach der Beobachtung von Sickenberger spielen die roten Schwefelbakterien auch bei der Sodabildung in den ägyptischen Salzseen eine wesentliche Rolle (Fig. 192, 193).

Was die Purpurbakterien betrifft, so hat Molisch gefunden, daß einige freie Schwefelkörnchen in ihren Körpern ablagern, andere dagegen nicht; sie können keine Kohlensäure assimilieren und scheiden keinen Sauerstoff aus, wie man früher glaubte. Sie sind mehr oder weniger sauerstoffempfindlich. Organische Substanzen sind für ihre Ernährung unbedingt notwendig; sie assimilieren solche durch die Hilfe des Lichtes.

[1]) Warming 1875; Engler 1883.

In gleicher Weise gibt es in den nordeuropäischen Meeren und Fjorden schlammige Stellen, an denen sich eine saprophytische Vegetation finden dürfte. Ein schwarzer Schlamm ist sehr häufig in den Seen, an den Meeresufern und ebenso im Grunde der Meere; er ist meist sehr reich an Schwefeleisen. Nach Beijerinck[1]) und van Delden[2]) ist die Reduktion des Sulphates im Wasser auf eisenhaltigem Boden von bestimmten anaëroben Bakterien, wie *Microspira desulfuricans* und *M. aestuarii* begleitet.



Fig. 193. Strandsumpf von roten Schwefelbakterien; rot gefärbt ist der helle Teil; auch andere Farben treten hervor, z. B. weiß durch *Beggiatoa*. Bei Prästö auf Seeland. (Phot. Eug. Warming.)

Die Vegetation auf solchen toten organischen Massen, die meist auf dem Grunde von Wasser aufgehäuft sind, wird teils von Oscillarien, teils von Bakterien usw. gebildet, bisweilen auch von einzelnen anderen Algen, die aber hier kaum ihre rechte Heimat haben. Jene Massen liegen gewöhnlich lose auf dem moderigen Boden, *Beggiatoa* z. B. in kreideweißen, flockigen Massen, *Clathrocystis rosei-persicina*, ferner *Bacterium sulphuratum*, *B. Okeni* u. a. Purpurbakterien in roten Massen, die weite Strecken an Meeresküsten bedecken und von weitem sicht-

[1]) Beijerinck 1895.

[2]) Van Delden 1903.

bar sind[1]). Sie bilden weiße oder, wo Purpurbakterien vorherrschen, rote Überzüge auf den faulenden Massen.

Schon 1818 hat Hofman Bang in Dänemark eine kleine Abhandlung über die landbildende Tätigkeit der „Conferven" an den Küsten Dänemarks veröffentlicht. „*Conferva chthonoplastes*", wie er die Alge nannte, welche jetzt *Microcoleus chthonoplastes* (Hofman Bang) Thuret heißt, erhöht alljährlich den Boden der Küste, indem sie durch ihre schleimigen Fäden die sandigen und tonigen Partikel festhält, welche vom Wasser zugeführt werden. Die Spitzen der Fäden wachsen immer weiter und erheben sich so über die zuletzt abgelagerte Schicht. Auf diese Weise hat sich bei Fühnen eine Schlamm- und Sandbank gebildet, welche im Sommer durch die schleimigen Algenfäden so schlüpferig ist, daß es recht schwierig ist, dort zu gehen ohne zu fallen.

Dieser Boden wird dann ein geeignetes Keimbett für Salzphanerogamen. *Microcoleus* ist aber nicht die einzige Art, welche hier eine Rolle spielt. Örsted untersuchte später diese Formation und fand verschiedene andere Schizophyceen samt Purpurbakterien. Ganz entsprechende Landbildungen beobachteten Vaupell, Warming u. a. auf den Watten der Nordseeküste[2]) und später ist dieselbe Formation von W. G. Smith, Fritsch u. a. besprochen worden[3]).

Die S. 362 ff. erwähnten Algenvereine können wohl auch in Sümpfen und auf periodisch trocken liegenden Böden vorkommen. Näher studiert sind sie kaum.

Eine höchst eigentümliche Verlandung von Salzseen durch Cyanophyceen kommt nach Handel-Mazzetti[4]) in Mesopotamien vor. Er schreibt z. B.: Das größte und konstanteste brackische Wasser ist der mehrere Stunden im Umfange messende See El Chattunije. Er verlandet anscheinend rasch, denn die Algen an seinen Ufern, Cyanophyceen, in erster Linie *Dichothrix gypsophila* (Kütz.) Born. u. Flahault scheiden reichlich Kalk aus. Dadurch entsteht ein weißklumpiges, anfangs weiches Gestein, das sich später setzt und erhärtet und den See überall einfaßt. Es bildet einen günstigen Boden für höhere Pflanzen, vor allem für *Juncus acutus*.

B. Eine ähnliche saprophytische Schlammvegetation ist die abyssale. Sie tritt in größeren Tiefen der Meere auf, wo das Wasser ruhig ist, wo wenig oder kein Licht, wenig Wärme, geringe Temperaturschwankungen, aber öfter ein reiches Tierleben vorhanden ist. Wahrscheinlich wird sie nur von Bakterien und ähnlichen Saprophyten gebildet und schließt sich

---

1) Vergl. Warming 1875, 1906.
2) Warming 1906.
3) Fritsch 1907 b.
4) Handel-Mazzetti 1912.

daher gewiß naturgemäß hier an. Man weiß indessen so gut wie nichts von dieser Vegetation. Als Beispiel einer Stelle, wo wahrscheinlich ein reiches Bakterienleben gedeiht, sei auf das Schwarze Meer hingewiesen. Nach Andrussow trifft man hier in 100—600 und mehr Faden Tiefe große Mengen von Schlamm mit subfossilen Resten von Brackwasserschaltieren, die aus der nicht fernen Zeit stammen, als das Schwarze Meer ein Brackwassersee war, und die ausstarben, als das Mittelmeer hineinbrach. Die Strömungsverhältnisse rufen in der Tiefe eine mangelhafte Ventilation hervor, und das Wasser wird hier unten sauerstoffarm, aber sehr reich an Schwefelwasserstoff. Es lebt hier kein Tier, die organischen Teile des Schlammes werden von Tieren nicht verzehrt; es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß sich hier ein reiches, anaërobes Bakterienleben findet.

C. Aestuarien. Sehr nahe diesen aus Bakterien gebildeten Assoziationen stehen diejenigen, die auf schlammigem Boden, aber unter stärkerer Anwesenheit von Sauerstoff auch auf dem Boden seichter Gewässer vorkommen und zwar ebenso auf Böden, die periodisch trocken gelegt, vom Meere dauernd überflutet werden (Aestuarien). An unseren nordeuropäischen Küsten finden sich viele solcher meist aus Schizophyceen gebildete vor, z. B. Assoziationen von *Lyngbya*, von *Rivularia*, von *Microcoleus chthonoplastes* u. a.

Auf schlammigem Boden hart am Rande der Gewässer und mehr oder weniger als Luftalgen lebend, treten viele verschiedene Assoziationen von anderen Algen auf, z. B. *Enteromorpha*, *Monostroma*, *Ulothrix*, *Vaucheria* u. a. in dunkelgrünen dichten sammetartigen und oft polsterförmigen Massen. Sie nehmen teil an der Bildung der Marschwiesen (vergl. Kap. 46, 47; Die Salzsümpfe).

2. Formation von höheren, autophyten Algen

Die letztgenannten Algen-Assoziationen in seichtem Wasser und auf den schlickigen Küsten selbst sind wohl wesentlich von autophyten Pflanzen gebildet, worüber wir indessen wohl nichts Sicheres wissen. Vielleicht nehmen sie biologisch zwischen den echt saprophytischen Vereinen und den ausgeprägt autophytischen eine Mittelbildung ein und so würde ihr Boden auch ein Mittelding sein — ein lehmiger oder sandig-schlammiger Boden, der reich ist an organischen Substanzen. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch von den tropischen Lagunen mit ruhigem oder doch keinem starken Wellenschlag ausgesetztem Wasser, auf welchem höhere Algen wachsen. Als Beispiel können die von Börgesen[1]) besprochenen Assoziationen der westindischen Lagunen

[1]) Börgesen 1900 und 1911.

genannt werden; es wachsen hier z. B. Arten von *Caulerpa*[1]), *Halimeda*, *Penicillus* und *Udotea*, die alle durch haarförmige, wurzelähnliche Organe in dem Boden befestigt sind (Fig. 194).

Characeta. In unseren nordischen, brackischen Gewässern kommen ähnliche Assoziationen von Characeen vor, bisweilen ausgedehnte wiesenähnliche Vereine bildend, die einen eigentümlichen, strengen Geruch haben.

3. Formation der Seegräser (Enaliden)

Die Blütenpflanzen, welche diese Formation bilden, gehören nur 2 Familien an: Potamogetonaceen (*Zostera*, *Phyllospadix*, *Posidonia*, *Cymodocea*, *Halodule*, *Althenia*, ferner, besonders in Brackwasser, *Ruppia* und *Zannichellia*) und Hydrocharitaceen (*Halophila*, *Enalus*, *Thalassia*). Epiphytische Algen kommen an den Blättern usw. oft vor.

Formverhältnisse. Obwohl zu zwei verschiedenen Familien gehörig, sind die Seegrasarten einander im Äußeren so ähnlich, daß man sterile Individuen oft verwechselt hat.

Die typische Form wird durch *Zostera* (*Z. marina*, *Z. nana*) gut dargestellt; alle sind wie diese untergetaucht; echte Schwimmblätter fehlen, was wohl damit im Einklange steht, daß die Wellenbewegung stark ist; die Blätter sind bandförmig, an der Spitze abgerundet, ganzrandig. Diese Blattform (das Bandblatt oder zosteroïde Blatt) steht mit den Strömungen und der Tiefe des Wasses im Einklange und kommt unter ähnlichen Verhältnissen bei Arten des süßen Wassers vor. Die Breite des bandförmigen Blattes richtet sich bei *Z. marina* deutlich nach der Wassertiefe: je seichter das Wasser ist, desto schmaler ist das Blatt (forma *angustifolia*); in tieferem Wasser werden die Pflanzen kräftiger und breitblätteriger.

Infolge der weit wandernden Rhizome treten geselliger Wuchs und die weit, oft meilenweit ausgedehnten, dichten, grasgrünen, „unterseeischen Wiesen“ auf.

Die Blüten sind sehr reduziert und unansehnlich[2]); das Blühen geht auf oder unter Wasser und mit dessen Hilfe vor sich; daher sind die Pollenkörner bei einigen unter Wasser blühenden Arten fadenförmig (*Zostera*, *Cymodocea*) oder in lange Ketten vereinigt (*Halophila*[3]), vergl. z. B. Holm, 1885), offenbar, um von der langen Narbe leichter aufgefangen

---

[1]) Svedelius 1906; Börgesen 1907.

[2]) Schenck 1886 b.

[3]) Vergl. z. B. Ascherson 1871, 1875 ff., Balfour 1878, Ascherson u. Gürke im Engl.-Prantl, Nat. Pflzfam. II.

werden zu können, wenn sie das spezifische Gewicht des Wassers haben und von der Wasserströmung umhergeführt werden. Die Stiele der weiblichen Blüten sind bei *Enalus* und *Ruppia spiralis* lang und ziehen sich nach der Bestäubung schraubenförmig zusammen[1]).

Assoziationen. Zosteretum marinae ist in den nordeuropäischen Meeren die häufigste und mächtigste Assoziation. Das Seegras oder Aalgras bildet längs der Küsten auf sandigem oder seltener schlammigem Boden in geringer Tiefe einen Gürtel; in unseren Meeren ist die

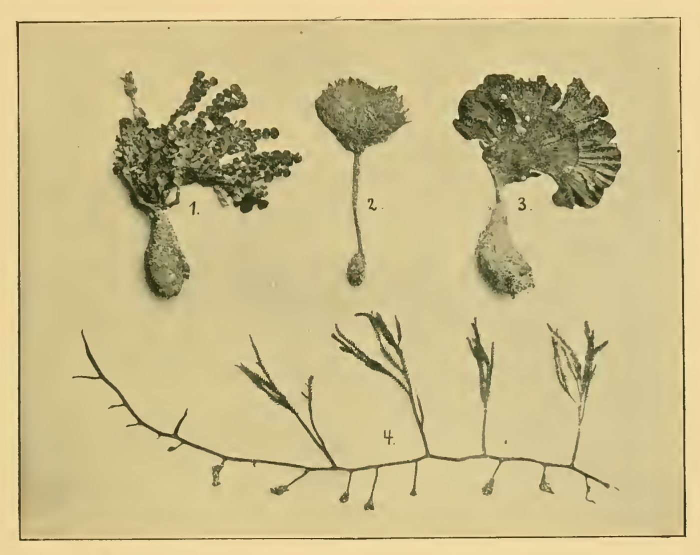


Fig. 194. Meeresalgen von losem und weichem Boden (Dänisch-Westindien). 1. *Halimeda.* 2. *Penicillus.* 3. *Udotea.* 4. *Caulerpa.* (Verkleinert.) (F. Börgesen.)

untere Grenze etwa bei 14 m; sie hängt natürlich von der Lichtstärke, also von der Klarheit des Wassers ab. Es fordert einen in gewissem Grade geschützten Boden. Die wagerechten Grundachsen durchweben den Meeresboden nach allen Richtungen; sie sind durch büschelig gestellte Wurzeln befestigt und endigen mit bogenförmig aufsteigenden Spitzen; sie müssen sich durch den Boden vorwärts pflügen. Die an der Grundachse entspringenden bandförmigen bis 1 oder 1,5 m langen und bis 1 cm breiten Blätter fluten im wogenden oder strömenden Wasser hin und her. Auf seichterem Boden werden die Blätter kürzer und schmaler,

[1]) Vergl. Svedelius 1904.

auf den Watten der Nordsee z. B. finden sich ganz schmalblättrige Formen. Die Art ist wintergrün, blüht im Hochsommer unter dem Wasser.

Epiphytisch wachsen auf den Zostereen verschiedene Algen (Diatomeen, *Desmotrichum undulatum*, Arten von *Ectocarpus*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Melobesia* u. a.), ebenso Bryozoen u. a. kleine Tiere. Auf dem Boden, zwischen den Grundachsen kommen, z. B. auf den periodisch (zur Ebbezeit) trocken gelegten Watten der Nordsee, ebenso an den Küsten von Nordamerika (nach Davis) Assoziationen von Cyanophyceen und Chlorophyceen vor (*Anabaenae*, *Lyngbyae* usw.); ihnen beigemischt sind bisweilen auch vereinzelte Exemplare von Grün- und Braunalgen, welche auf Steinen oder Kalkschalen befestigt sind, z. B. *Phyllophora Brodiaei*, *Cladophora gracilis*, *Furcellaria fastigiata*, *Fucus* u. a. nach Rosenvinge. C. G. Joh. Petersen hat durch eigene Methoden und neue Apparate weitläufige Untersuchungen über die Tier-Vereine auf dem Meeresboden in Skagerak, dem Kristianiafjord und den dänischen Gewässern gemacht. Sie sind in den Berichten von der dänischen Biolog. Station veröffentlicht, die letzte 1915. Durch diese seine Bonitierungsuntersuchungen hat er gefunden, daß sich in ganz Dänemark im Sommer ein Quantum von 24 Millionen Tons *Zostera* findet, und daß die Jahresproduktion doppelt so groß ist[1]).

Zostereta nanae sind in nördlichen Meeren seltener; finden sich entweder innerhalb der Zostereta marinae auf seichterem (ca. 20—50 cm tiefem) Wasser oder auch wie z. B. im Mittelmeere auf größere Strecken allein herrschend. Oft wächst *Zostera nana* in Gesellschaft von *Ruppia*-Arten und *Zannichellia*, welche auch selbständige Assoziationen bilden können. Auch die einjährige *Najas marina* ist mitunter assoziationsbildend.

Eine Anzahl von mehr oder weniger veränderten Formen von verschiedenen Algenarten, welche die Strömungen herbeigeführt haben und welche zwischen den Blättern und Sprossen der genannten Assoziationen, namentlich den Zostereten, zurückgehalten wurden, verbleiben hier, ohne zu fruktifizieren, wachsen aber und vermehren sich, erleiden dabei verschiedene Formveränderungen; solche Formen sind z. B. *Ascophyllum nodosum* var. *scorpioides*, *Phyllophora Bangii*, Formen von *Ph. Brodiaei*, *Ahnfeltia plicata*, *Cladostephus verticillata* u. a. (Rosenvinge).

Im brackischen Wasser der nordeuropäischen Fjorde und Buchten finden sich ausgedehnte Potamogetoneta pectinati, bis zu 3—6 m Tiefe, und in noch weniger salzigem Wasser, besonders in Strandwassertümpeln kommen *Batrachium*-Arten (*B. marinum* usw.) vor sowie *Myriophyllum*.

[1]) Über Biologie von Zostera marina vergl. Ostenfeld 1908 a; C. G. Joh. Petersen 1914, 1915.

Viele Salinengewässer (Solquellen, -gräben usw.) haben eine eigene Algenvegetation, oft gemischt mit *Ruppia* und *Zannichellia*.

In den Eismeeren scheint diese Vegetation fast zu fehlen, vielleicht weil das Eis ihre Entwicklung nicht zuläßt. Dagegen finden sich verschiedene Assoziationen von Arten der beiden Familien in subtropischen und tropischen Meeren, z. B. im Mittelmeere *Cymodocea nodosa* und *Posidonia oceanica*.

In den westindischen Lagunen hat Börgesen[1]) fünf Meeres-Phanerogamen gefunden: *Cymodocea manatorum*, *Halodule Wrightii*, *Thalassia testudinum*, *Halophila Baillonis* und *H. Aschersonii*. Zwischen diesen können Algen aus der oben erwähnten Formation (*Penicillus* usw.) vorkommen. Eine solche Seegrasassoziation, Thalassietum testudini von St. Croix, welche bei niedrigem Wasserstande teilweise zum Vorschein gekommen war, hat Börgesen abgebildet (Fig. 195).



Fig. 195. Assoziation von *Thalassia testudinum* und anderen Seegräsern. St. Croix, Westindien. (F. Börgesen.)

Seegras spielt in der Biologie des Meeres eine bedeutende Rolle (Eierlegen der Fische; *Thalassia testudinum* dient Schildkröten zur Nahrung); die Zostereta der Meere sind von großer Bedeutung für die Entwicklung des Aales („Aalgras“) und andere Tiere[2]).

---

[1]) Börgesen 1909.

[2]) C. G. Joh. Petersen 1915.

46. Kap. **Formationen der Salz-Sümpfe**

Zu den Wasserpflanzen werden hier alle Pflanzen gerechnet, deren Assimilationsorgane im Wasser untergetaucht sind oder höchstens auf dem Wasser schwimmen, zu den Sumpfpflanzen (Helophyten, helophilen Pflanzen) alle Pflanzen, die unter Wasser festgewurzelt oder an wasserreichen Boden gebunden sind, deren Laubsprosse sich aber jedenfalls wesentlich über die Wasserfläche emporheben. Daß es keine scharfe Grenze teils zwischen Wasser- und Sumpfpflanzen, teils zwischen Sumpf- und Landpflanzen gibt, ist schon erwähnt worden. Die S. 362 ff. genannten Schizophyceenvereine schließen sich nahe hier an.

Der Boden ist mehr oder weniger reich an organischem Schlamm, das Wasser seicht und verhältnismäßig ruhig.

Sümpfe kommen hauptsächlich in kleinen Buchten und an vor Wellenschlag und starkem Winde ziemlich geschützten Lokalitäten vor, wo die feinen schlammigen und tonigen Teilchen sich ansammeln können. Viele Sümpfe sind den Gezeiten ausgesetzt, und andere werden zeitweise sehr durch zuströmendes süßes Wasser, so z. B. in den Mündungen der Flüsse, beeinflußt.

Folgende Formationen können nach den Lebensformen unterschieden werden:

1. Formation der Sand-Algen und Bakterien,
2. „ „ einjährigen Kräuter,
3. „ „ Stauden und Gräser,
4. „ „ Halbsträucher,
5. „ „ Holzpflanzen.

1. Die Formation der Sand-Algen und Bakterien ist schon besprochen worden; vergl. im wesentlichen S. 388—391.

2. Formation der einjährigen Kräuter

In Nordeuropa gibt es in in den Strandsümpfen hauptsächlich nur Vereine von krautartigen Pflanzen und zwar folgende einjährige:

Salicornieta herbaceae. *Salicornia herbacea* tritt auf zwei verschiedenen Standorten auf; zunächst auf Sandboden an den Küsten der Nordsee, welcher von der Flut täglich oder jedenfalls oft überschwemmt wird. In dem Sandboden können hier die Sandalgen-Vereine angesiedelt sein (vergl. Fig. 170, S. 339).

Eine solche Vegetation bildet oft den Anfang einer Sandmarsch, indem der Boden durch zugewehten Sand allmählich erhöht wird und andere Blütenpflanzen einwandern; der Anfang kann z. B. durch ***Festuca thalassica*** (*Glyceria maritima*) gemacht werden. Dieser Verein kann



Fig. 196. Assoziation von *Salicornia herbacea* an der Ostküste der dänischen Nordseeinsel Fanö. In den (künstlichen) Gräben findet sich die Zostera-Assoziation, auf den Wällen ein reines Salicornietum, welches auf tiefem, tonigem Schlamm wächst, alltäglich zweimal ganz überflutet wird und als Schlammfänger dient (deshalb die Wälle gebildet sind).
(Phot. Eug. Warming.)

nicht zu den Sümpfen gerechnet werden, bildet aber eine den Sandalgen folgende Formation.

Zweitens findet man *Salicornia herbacea* auf tiefem, weichem, wasserreichem Schlammboden, wo diese einjährige, aber merkwürdigerweise succulente Pflanze während der Flut tief im Wasser steht.

Oft sieht man das Salicornietum im Vordergrunde; weiter hinaus kommt ein Zosteretum; beide kommen während der Ebbe an die Luft und werden dann deutlich sichtbar. Beide Assoziationen sammeln Schlick auf und bereiten dadurch den Boden einer Salzwiese vor. Vorzüglich sieht man dieses an Küsten der Nordsee in den Marschgegenden, wo die Flut eine Menge äußerst feiner, organischer und anorganischer, meist toniger Bestandteile herbeiführt, die sich während des Hochwassers niedersenken. Festgehalten und abgeseiht werden diese Bestandteile zunächst vom Seegrase (*Zostera*), das große, Schlick sammelnde Bänke bildet (S. 393), in niedrigerem Wasser demnächst von Algen; besonders aber dient *Salicornia herbacea* als Schlammfänger, wodurch der Boden allmählich erhöht wird. Eine Verstärkung der Verlandung wird von den Anwohnern angestrebt und dadurch befördert, daß sie niedrige Wälle ins Meer hinausführen, auf welchen sich die *Salicornia* schneller einfindet (Fig. 196).

Salicornia herbacea bildet in reinen, aber sehr offenen Assoziationen die äußerste Zone der eigentlichen Landvegetation; sie überzieht große Strecken der während der Ebbe trocken gelegten Watten und steht während der Flut unter Wasser, obwohl sie eine kaktusähnliche Stammsaftpflanze und anscheinend wie ein sehr ausgeprägter Xerophyt ausgestattet ist: mit Blattlosigkeit und einem fleischigen Stengel. der die Assimilation übernommen hat, ein von dem inneren Wassergewebe scharf abgesetztes, zweischichtiges Palissadengewebe[1]) und obendrein tracheïdenförmige Wasserzellen (S. 260) besitzt (Fig. 170, 197).

Schon an Englands südlichen Küsten treten halbstrauchartige Salicornien, meist südlichere Arten[2]), auf; vielleicht wirkt das Eis im Winter nicht so zerstörend für diese Salicornien, wie es in Dänemark sein würde, weshalb sie dort gedeihen, während an den nördlicheren Küsten nur die einjährigen Schutz finden (S. 339).

3. Stauden- und Gras-Formationen

Scirpeta. Eine andere ganz verschiedene Sumpf-Vegetation von krautartigen Pflanzen findet sich auch an den nordeuropäischen Küsten mit verschiedenen Assoziationen, nämlich Scirpeta maritimae und

[1]) Duval Jouve; Hultberg; Warming 1890, Fig. 1, 1906.
[2]) Vergl. Tansley u. Moss 1910.

Scirpeta Tabernaemontani. Auch Phragmiteta communis kommen in brackischen Gewässern vor.

Alle drei Arten sind vieljährige Hochstauden mit starken ausläuferartigen Grundachsen, die die Fähigkeit besitzen, in einer gewissen Boden- und Wassertiefe zu kriechen. Die Vereine können daher sehr groß und sehr dicht werden, sie erreichen eine Höhe von ca. 1—1,5 m oder was Phragmites betrifft, noch darüber (Fig. 198).

In anderen Gegenden treten natürlich andere Arten assoziationsbildend auf, meist Cyperaceen (*Carex*-Arten in Nordrußland)[1]) usw. Auf



Fig. 197. *Salicornietum herbaceae* an der Westküste von Jütland, im Vordergrunde und weiter hinaus im Meere (der schwarze Fleck rechts). Im Meere sonst *Zosteretum* und zwischen den *Zostera*-Pflanzen ist der Boden mit *Microcoleus chtonoplastes*, *Lyngbya* u. a. Schizophyceen gedeckt. (Eug. Warming.)

Samoa bildet nach Rechinger[2]) der Farn *Acrostichum aureum* auf Boden, der mit Brackwasser getränkt ist, dichte Bestände, welche keine anderen Pflanzen aufkommen lassen. Die starren blechartigen Blätter dieses Riesenfarns erreichen oft eine Länge von über 3 m. Die jungen Pflanzen wachsen im zähen, schwarzen Schlamm.

Ähnliche Salzsümpfe finden sich auch im Binnenlande weit von den Meeren, z. B. in Asien im Anschlusse an die Steppen und Wüsten, wo Wasser vorhanden ist. Nach Martjanow werden die in Zentralasien am

[1]) Pohle 1907.
[2]) Rechinger 1908.

Altai vorkommenden von einer dichten Einfassung aus *Phragmites communis* umgeben, die mehrere Meter hoch wird, und außerhalb deren man auf trocknerem Boden folgende Arten findet: *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Taraxacum collinum, Lactuca Sibirica, Triglochin maritimum, Plantago maritima, Glaux maritima, Atriplex litoralis, Aster tripolium* u. a., also großenteils Arten, die aus der nordischen Flora wohlbekannt sind.



Fig. 198. Strandsumpf mit *Scirpus Tabernaemontani*, zurzeit trockengelegt wegen niedrigen Wasserstandes. Der horizontale Wuchs der unterirdischen Rhizome tritt deutlich hervor. (Phot. Eug. Warming.)

Hierher gehören auch die *Spartina*-Bestände an Englands und Nordamerikas Küsten.

Diese Hochstauden-Sümpfe sind den Rohrsümpfen der süßen Gewässer ganz parallel, aber floristisch sind sie verschieden, wenn man von einigen Bestandbildnern, namentlich von *Phragmites* absehen will.

4. Formation der Halbsträucher

Es ist längst bekannt, daß die Gehölzbildung nach den Tropen hin häufiger wird, so daß viele Gattungen, die in gemäßigten Gegenden nur krautartig sind, in den subtropischen und tropischen Gebieten immer

mehr durch verholzende (Halbsträucher, Sträucher oder Bäume) vertreten werden. Dies gilt auch von der Sumpfvegetation der Küsten. Es kommen z. B. mehrere halbstrauchartige bis strauchartige Salicornien, succulente Halbsträucher wie *Batis maritima* u. a. in den tropischen Sümpfen vor (S. 340)[1]. Da sie jedoch mehr zur Vegetation des trockengelegten Landes gehören, werden sie unter dieser besprochen werden. An den Küsten des Mittelmeeres findet man sie nicht selten als typische Uferflora.

5. Formation der von größeren Holzpflanzen (Sträuchern, Bäumen) gebildeten Salzsümpfe

Von solchen gibt es wahrscheinlich mehrere Assoziationen, jedenfalls sind mindestens zwei, die Mangrovevegetation und das Nipetum, zu unterscheiden.

1. Die Mangrovensümpfe. Von allen an Sümpfe in salzigem oder brackischem Wasser gebundenen Pflanzenvereinen sind die Mangrovensümpfe die größten, interessantesten und am besten bekannten. Sie treten an allen tropischen Meeren, besonders an flachen, sumpfigen Küsten auf, wo das Wasser verhältnismäßig ruhig ist (Lagunen, Buchten, Flußmündungen), aber selten, wo Sandboden, Felsenboden und Brandung vorkommen; Ebbe und Flut verhindern ihr Auftreten nicht. An vielen Stellen erstreckt sich die Mangrovenvegetation längs der großen Flüsse weit in das Land hinein. Das Wasser ist gewöhnlich mehr oder weniger brackisch, bisweilen sogar fast süß.

Die Mangrovenvegetation ist meist eine niedrige immergrüne Wald- oder Gebüschvegetation und stellt sich, vom Meere aus gesehen, als eine dunkelgrüne, dichte, oft undurchdringliche Masse niedriger Bäume mit einer Unzahl bogenförmiger Luftwurzeln dar. *Rhizophora mangle* erhebt sich jedoch auf günstigen Stellen zu einem stattlichen Hochwalde, z. B. an den Flußmündungen Venezuelas (Johow), ebenso *R. mucronata* in Ostasien. Gewöhnlich sind die Kronen unten in einer geringen Höhe über dem Wasser scharf abgeschnitten, und unter ihnen sieht man, wo *Rhizophora*-Arten den äußersten Rand der Vegetation bilden, den Wirrwarr jener zahllosen braunen Wurzeln. Der während der Ebbe stellenweise bloßgelegte Boden ist ein weicher, tiefer, schwarzer Schlamm, der mit organischen, verwesenden, stinkenden, offenbar bakterienreichen Massen erfüllt ist. Das Wasser zwischen den Bäumen kann mit einer schmutzigen Haut bedeckt sein, und Luftblasen steigen vom Grunde herauf und platzen auf der Oberfläche.

Die Mangrovevegetation kommt auch auf Boden vor, der jedenfalls naß, aber niemals eigentlich vom Wasser bedeckt ist.

---

[1]) Börgesen u. Paulsen 1900; Raunkiär 1909; Börgesen 1909.

Viele Crustaceen verschiedener Gattungen leben hier, durchwühlen den Boden, begraben welke Blätter und entfalten eine ähnliche Tätigkeit wie die Regenwürmer in dem salzfreien Humusboden (C. Keller); vergl. Kap. 18.

Die Flora ist artenarm (etwa 26 Arten aus 9 Familien) und auf den ausgedehnten Gebieten der alten Welt von Ostafrika bis Australien ziemlich gleichförmig; die amerikanische Flora ist noch ärmer. Die Mangrove der afrikanischen Westküste ist näher verwandt mit der ostamerikanischen als mit der von Ostafrika, was sicher durch die Meeresströmungen bedingt ist. Wir haben also zwei große, floristisch ziemlich verschiedene Mangrovengebiete, das indische und das atlantische; doch schließt die westamerikanische sich derjenigen der Ostküste an. Der Grund liegt wohl darin, daß in älterer Zeit eine Wasserverbindung zwischen den beiden Ozeanen vorhanden war. Die Arten verteilen sich folgendermaßen:

Nur in der östlichen Mangrove finden sich:

2 Meliaceen (*Carapa Moluccensis, C. obovata*),
4 Lythraceen (*Sonneratia acida, S. alba, S. caseolaris, S. apetala*),
1 Rubiacee (*Scyphiphora hydrophyllacea*),
1 Myrsinacee (*Aegiceras majus* [corniculatum]),
1 Acanthacee (*Acanthus ilicifolius*).

Sowohl in der östlichen (asiatischen) wie in der westlichen (atlantischen) Mangrove finden sich:

Rhizophoraceen (9 im Osten: *Brugiera caryophylloides, B. eriopetala, B. gymnorrhiza, B. parviflora; Ceriops Candolleana, C. Roxburghiana; Kandelia Rheedii, Rhizophora conjugata, R. mucronata*; im Westen nur *Rhizophora mangle*).

Combretaceen (2 im Osten: *Lumnitzera coccinea, L. racemosa*; 1 im Westen: *Laguncularia racemosa*).

Verbenaceen (1 im Osten: *Avicennia officinalis* var. *alba*; 2 im Westen: *Avicennia nitida, A. tomentosa*).

In Afrika allein findet sich *Heritiera litoralis*.

Von den genannten Arten ist nur eine krautartig: *Acanthus ilicifolius*, die übrigen sind Sträucher oder Bäume. Auch ein Farn, *Acrostichum aureum*, kommt vor (siehe S. 399).

Die Wurzeln sind oft dicht mit Florideen und anderen Algen bewachsen, welche während der Ebbe periodisch trocken gelegt werden.

Anpassungsverhältnisse.

1. Befestigung. Die verschiedene Weichheit des Bodens und die Tiefe des Wassers machen sich geltend und rufen zunächst eine Verteilung der Arten in gürtelförmige Assoziationen hervor; zu äußerst

wachsen solche, die sich in dem tieferen Wasser am besten befestigen können, die *Rhizophora*-Arten; innerhalb dieser, in niedrigerem Wasser oder trocknerem Boden, solche Arten, die dieses in geringerem Grade zu tun vermögen (*Avicennia, Bruguiera, Aegiceras, Carapa* u. a.).

Wahrscheinlich machen sich in den verschiedenen Gürteln auch Unterschiede im Salzgehalte geltend.

Die *Rhizophora*-Arten befestigen sich durch Stützwurzeln, d. h. durch Luftwurzeln, die vom Stamme entspringen und, indem sie sich gewöhnlich strahlenförmig verzweigen, unter einem großen Bogen in den



Fig. 199. *Rhizophora mangle* (Westindien). Die aus der Krone herabhängenden, langen, dünnen Körper sind die bereits in der Frucht sich entwickelnden Keimpflanzen, von welchen eine (auch sehr verkleinert) in *B* abgebildet ist (A. S. Örsted).

Boden hinabwachsen (Fig. 199, 200)[1]. Diese strahlenförmige Verzweigung soll dadurch hervorgerufen werden, daß die Wurzelspitzen durch einen kleinen Käfer angefressen werden (van Leeuwen). So werden die Bögen, worauf ein Baum ruht, sehr zahlreich; die Basis und der Widerstand gegen die Biegungen, welche die Wasserbewegung und die Winde veranlassen könnten, werden größer, als wenn der Stamm nur auf sich allein stände. Der anatomische Bau der Wurzeln stimmt mit den ungewöhnlichen Anforderungen, die an sie als Stützwurzeln gestellt werden, überein und weicht von dem der meisten anderen Wurzeln dadurch ab, daß das

[1]) Warming 1883; Börgesen u. Paulsen 1898, 1900; Börgesen 1909.

mechanische Gewebe um ein großes Mark in Röhrenform angebracht ist, die Wurzeln also säulen- oder biegungsfest (Schwendener) gebaut sind[1]). Ähnliche Stützwurzeln haben namentlich auch *Ceriops* und *Acanthus ilicifolius.*

Indem die Rhizophoren als äußerste Vorposten der Mangrove zwischen ihren Wurzeln Schlamm sammeln, befördern sie die Landbildung.

2. Atemwurzeln. Die Atmung ist in dem wasserreichen, mit organischen Teilen erfüllten, sauerstoffarmen Boden schwierig. Daher haben alle Mangrovenpflanzen ein stark entwickeltes System von Lufträumen; die untergetauchten Teile haben einen sehr schwammigen und weichen Bau; Spaltöffnungen und ungewöhnlich große Lenticellen auf den über Wasser befindlichen Teilen verbinden die Intercellularräume mit der Atmosphäre. Gegen Druck sind strahlig angeordnete Zellen dieses Schwammgewebes mit radiären Versteifungslisten versehen; auch die unten unter 5h erwähnten bastähnlichen Zellen dienen wahrscheinlich dem selben Zwecke (Figuren bei Warming 1883). Die Luftwurzeln von *Rhizophora* dienen zugleich als Atemwurzeln. Andere Arten haben ganz besondere, ungewöhnliche Atemwurzeln, deren Form verschieden ist[2]). *Avicennia* hat aufwärts wachsende, unverzweigte, fußlange Wurzeln („Spargelwurzeln"); diese stehen in sehr langen Reihen, die von den Bäumen ausstrahlen und die Lage der wagerechten Wurzeln bezeichnen, von welchen sie entspringen[3]) (Fig. 201, 202). Ähnliche Atemwurzeln haben *Sonneratia acida*[4]) und *Laguncularia* (diese gehört jedoch nicht zu der eigentlichen Mangrovenvegetation). Knieförmig gebogene Wurzeln, deren Knie das Wasser überragt, kommen bei *Bruguiera* und in geringerem Grade bei *Lumnitzera* vor; kammförmige Verlängerungen, die mit der Wurzel wachsen, hat *Carapa.* Versuche bekräftigen die Auffassung, daß diese eigentümlichen Bildungen Atemwurzeln sind. Der anatomische Bau ist mit dem Zwecke im Einklange[5]).

3. Keimung; Viviparie. Mehrere Arten der Mangroven zeigen die seltene Erscheinung, „lebendig gebärend (vivipar)" zu sein, indem der Keim schon auf der Mutterpflanze, ohne Ruhezustand und beständig von ihr ernährt, zu einer mehr oder weniger entwickelten Pflanze auswächst; dieses bei anderen Pflanzen abnorme Verhalten ist hier normal. Man findet folgende Stufenreihe.

---

[1]) Warming 1883; Tansley u. Fritsch 1905.

[2]) Vergl. Taf. 37—40 bei Johs. Schmidt 1906.

[3]) Göbel 1886. Vergl. Warming in Börgesen u. Paulsen 1898, 1900; Börgesen 1909.

[4]) Karsten 1891.

[5]) Ähnliche Atemwurzeln von Pflanzen von Süßwassersümpfen vergl. weiter unten, dann Kearney 1901, Koorders 1907.

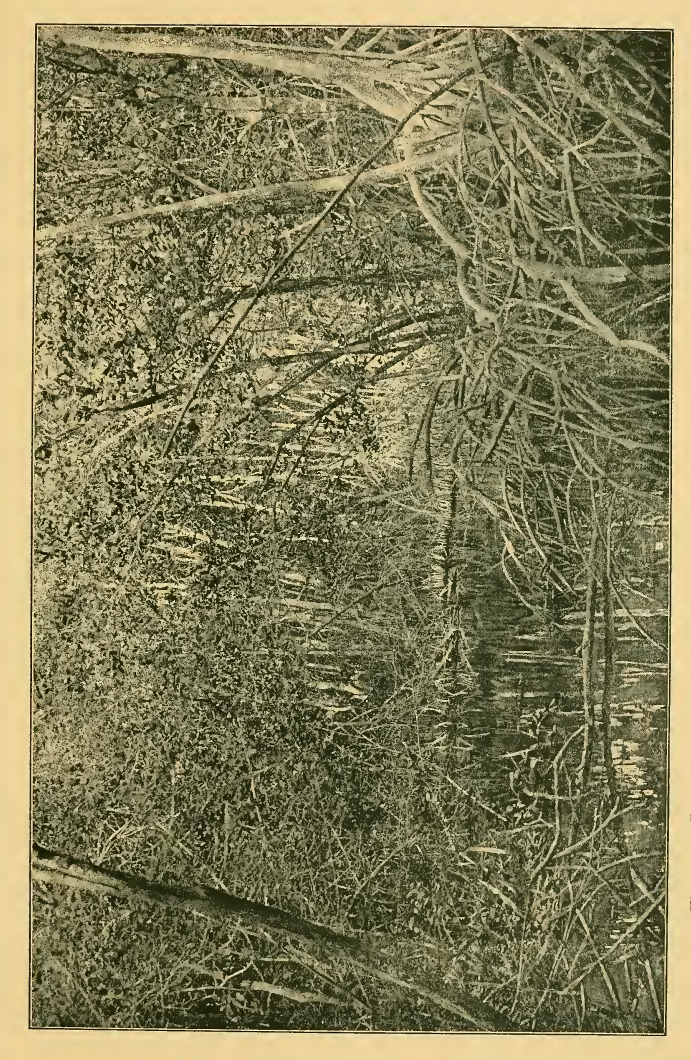


Fig. 200. Inneres eines Mangrove-Sumpfes in Dänisch-Westindien. (Phot. Dr. F. Börgesen.)

1. Bei *Aegiceras* tritt der Keim aus dem Samen heraus, bleibt aber von der Frucht umschlossen; er hat einen großen Keimstengel und ist grün.

2. Bei *Avicennia* treten das Endosperm und später der Keim aus dem Samen heraus und liegen frei in dem Fruchtfache; der Keim ist grün und wird von der Mutterpflanze durch eine lange, vielfach verzweigte hyphenähnliche Saugzelle, welche die Placenta durchwächst, ernährt.

3. Bei *Rhizophora* und nahestehenden Gattungen (*Bruguiera*, *Ceriops*) wächst der Keim nicht nur aus dem Samen, sondern auch aus der Frucht heraus und ragt aus dieser mit der bei einigen Arten über $^1/_3$ m langen, grünen Wurzel mit hypokotylem Gliede hervor; „wie lange grüne Schoten hängen die ausgewachsenen Keimpflanzen von den Zweigen herab“ (Fig. 199). Das Keimblatt dient als Aufsaugungsorgan, das aus der Mutterpflanze Nahrung zuführt. Zuletzt reißt sich der Keimling mit der Plumula von dem Keimblatte los, das in der Frucht sitzen bleibt und mit ihr verwelkt. Der Keimling fällt in das Wasser oder den Schlamm hinab und ist durch seine ganze Form (er ist etwas keulenförmig und hat ein spitzes Keimwurzelende) an dieses Fallen und an das Einbohren in den Schlamm angepaßt; hier entwickeln sich die schon angelegten Seitenwurzeln schnell[1]). Gelingt es dem Keimling nicht, sich zu befestigen, so schwimmt er und wird sich sogar an einem ganz anderen Strande anheften können, so daß er mit Hilfe des Wassers zugleich die Wanderung der Art besorgt. Die Viviparie ist bei den in sehr tiefem Wasser und sehr weichem Boden wachsenden Rhizophoraceen am stärksten und für sie offenbar eine günstige Eigenschaft.

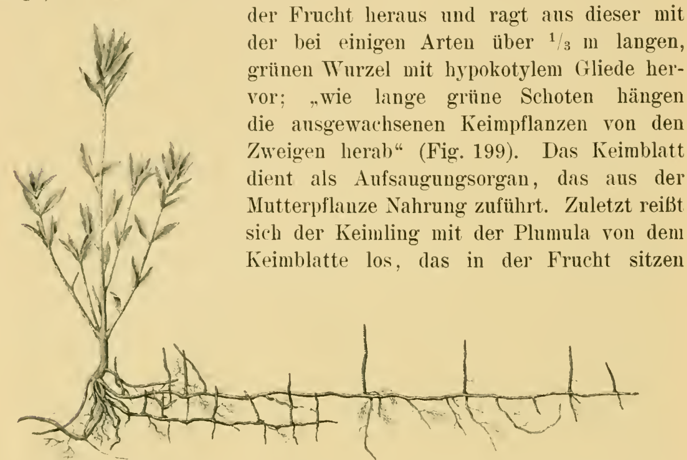


Fig. 201. *Avicennia nitida*; junge Pflanze, ca. $^1/_8$ der natürlichen Größe. Westindien. (F. Börgesen, 1909.)

[1]) Warming 1883; Karsten 1891.

Als eine Anpassung an die Verhältnisse muß auch die Eigentümlichkeit angesehen werden, daß der Keim grün ist, und daß Verankerungsorgane vorkommen, teils aufwärts gerichtete steife Haare (Widerhaken) auf dem Keimling, teils Seitenwurzeln, die im Inneren fertig angelegt sind (bei *Avicennia*, *Aegiceras*, *Sonneratia*, *Rhizophora* u. a.) und in kurzer Zeit hervorbrechen können.

4. Wanderungsmittel. Alle Strandpflanzen haben sehr weite Verbreitungsgebiete. Die Mangrove enthält ziemlich dieselben Arten



Fig. 202. *Avicennia nitida*-Assoziation auf St. Croix. Große Mengen der Atemwurzeln erheben sich aus dem Schlamme. (F. Börgesen, 1909.)

längs allen tropischen Küsten von Australien bis Ostafrika (ausgenommen die sehr regenarmen, trockenen Küsten Arabiens). Die Gründe hierfür sind teils, daß Medium und Temperatur überall gleichförmig sind, teils die vorzüglichen Wanderungsmittel. Die Früchte, Samen oder Keimpflanzen der Mangrovenarten können wegen der Lufträume der Schale oder anderer Teile, die das spezifische Gewicht vermindern, sehr lange schwimmen und verlieren dabei die Keimfähigkeit nicht[1]).

5. Xerophiler Bau. Die Mangrovenarten sind bis auf eine Ausnahme (*Acanthus ilicifolius*) Bäume und Sträucher. Ihre Laubsprosse

---

[1]) Hemsley 1885; Schimper 1891; Guppy 1906.

zeigen, obgleich die Pflanzen in Wasser oder auf einem sehr wasserreichen und schlammigen Boden wachsen, merkwürdigerweise mehrere Bauverhältnisse, die auch bei den an Trockenheit angepaßten Pflanzen vorkommen[1]). Es sind namentlich folgende:

a) Die Blätter sind dick, lederartig oder etwas fleischig (besonders bei *Sonneratia*, *Lumnitzera*, *Carapa*, *Rhizophora*, *Avicennia*).

b) Die Epidermis ist dickwandig und stark kutikularisiert; die Blätter sind oft sehr glänzend (z. B. bei *Rhizophora mangle*).

c) Hydathoden. Verschiedene Organe an Blättern der Mangrove-Pflanzen sind von Areschoug[2]) als Hydathoden angesprochen worden. In der Mangrove der Küste von Siam fand Schmidt[3]), daß bei *Aegiceras corniculatum* Drüsen auf der Oberseite der Blätter Salz abscheiden. Während der Nacht nehmen die Salzkristalle Wasser aus der Luft auf und schmelzen; am Morgen verdunstet das Wasser wieder und das Salz kristallisiert wieder aus. Es ist dies eine ganz gleichartige Erscheinung, wie sie Volkens (vergl. S. 245) bei gewissen Wüstenpflanzen als Verdunstungsschutz fand. Schmidt fand diese Einrichtung in der Mangrove nur an der genannten Pflanze (s. Fig. 124, S. 244).

d) Die Spaltöffnungen sind unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt; krugförmige Vorhöfe sind allgemein.

e) Wassergewebe ist immer vorhanden, oft sehr mächtig. Bei *Rhizophora mucronata* werden die älteren Blätter, die nicht weiter assimilieren, dicker als sie in der Jugend waren; dieses rührt von der Vergrößerung ihres Wassergewebes her; das Blatt ändert die Funktion (Haberlandt). Das Blatt ist daher von einem „Regenblatt“ sehr verschieden.

f) Das Mesophyll hat fast keine Intercellularräume, und das Palissadengewebe ist das einzige oder das überwiegende Chlorophyllgewebe (*Sonneratia*, *Lumnitzera* u. a.).

g) Die Nervenenden breiten sich in kurze Speichertracheïden aus (*Bruguiera*, *Avicennia*, *Ceriops* usw.; vergl. S. 260).

h) Lange Steinzellen oder bastähnliche mechanische Zellen liegen bei einigen Arten zwischen den Palissadenzellen oder sogar im Wassergewebe, besonders bei *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Carapa* (vergl. S. 263) und in dem Marke der *Rhizophora*[4]).

i) Schleimzellen findet man bei mehreren Arten (*Sonneratia*, *Rhizophora* u. a.).

k) Einige Blätter sind stark und dicht behaart (*Avicennia*).

[1]) Über den morphologischen Aufbau vergl. Johs. Schmidt 1903.

[2]) Areschoug 1902.

[3]) Schmidt 1903.

[4]) Warming 1883.

l) Profilstellung[1]) der Blätter und damit einhergehende Isolateralität kommen bei *Sonneratia, Lumnitzera, Ceriops* vor (auch bei *Laguncularia*).



Fig. 203. *Nipa fruticans* bei Tandjong Priok (Java). (Phot. Hjalmar Jensen.)

Der Grund dieses xerophilen Baues ist, wie früher dargelegt wurde, etwas rätselhaft. Es sei daran erinnert, daß auch viele Sumpfpflanzen

[1]) Vergl. J. Schmidt 1903.

des Süßwassers und viele Moorpflanzen Bauverhältnisse zeigen, die jedenfalls scheinbar Anpassungen an Trockenheit sind (vergl. Kap. 80).

Nach Faber[1]) ist die Transpiration bei den Mangroven bei mehreren Arten sogar recht beträchtlich. Das transpirierte Wasser wird dadurch ersetzt, daß sie hohe, einige sogar gewaltige Druckkräfte in ihrem Gewebe haben; sie vermögen diese Druckkräfte nach der Konzentration des Wassers zu regulieren, in dem sie wachsen.

Es kann bemerkt werden, daß die Rinde der Rhizophoraarten sehr reich an Gerbstoff ist. Die vegetativen Knospen sind alle, doch auf verschiedene Weise, geschützt. Hierüber, sowie über den Sproßbau, hat Schmidt (1903) eine Menge Beobachtungen.

Assoziationen. Durch die ungeheure Menge von Wurzeln und Pflanzen in einem Mangrovenwalde wird die Anhäufung von Schlamm und organischen Resten begünstigt, die Verlandung wird eingeleitet. Nach und nach wird der Boden höher, das Wasser seichter, und zuletzt wird der Boden so stark aufgehöht, daß die tägliche Flut ihn nicht mehr überschmemmen kann; nach und nach werden die Regengüsse das Salz auswaschen, und gleichzeitig mit diesen Veränderungen des Standortes tritt eine Veränderung des Bestandes, der Assoziationen, ein. Von diesen gibt es mehrere: Rhizophoreta im tiefsten Wasser, in seichterem Wasser folgen Avicennieta, Laguncularieta, Sonneratieta u. a. selbst Acrosticheta aurei, und zuletzt treten Assoziationen auf, welche nicht mehr zu den halophilen Wäldern oder Gesträuchen gerechnet werden können, also fast salzfrei sind. Nach Raunkiär (1909) und Börgesen (1909) findet sich z. B. in Westindien eine Conocarpus-Assoziation (*C. erecta*) mit *Anona palustris*, *Bucida buceras* und den succulenten Halbsträuchern *Batis*, *Salicornia ambigua* und *Sesuvium*, auf höherem und trockenem Lagunenboden innerhalb der Mangroveformation. Vergl. Fig. 114 und 107. Dieser schließen sich an: eine Halbstrauchformation, Lagunengebüsche aus *Batis*, *Salicornia* u. a.

Wo die Mangroven in den Deltas der großen tropischen Flüsse vorkommen, z. B. im Amazonas, können sie direkt in die Regenwälder des flachen Alluviallandes übergehen[2]).

Litteratur über die Mangrovenvegetation: Warming 1883; Goebel 1886; Johow 1884; Schimper 1891; Schenck 1889; G. Karsten 1891; Haberlandt 1893; Börgesen und O. Paulsen 1898, 1900; Areschoug 1902; Schmidt 1903; Karsten 1904, Vegetationsbilder II, 2; Tansley u. Fritsch 1905; Holtermann 1907; Raunkiär 1909a; Börgesen 1909; Engler 1910.

Assoziation von Nipa fruticans. Die Nipa-„Formation“ nennt Schimper[3]) die von der Palme *Nipa fruticans* in Ostasien und Australien

---

[1]) Faber 1913.

[2]) Siehe z. B. C. W. Anderson, Journ. of Ecology, I.

[3]) Schimper 1891. Siehe auch Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder I.

gebildete Vegetation, die sich an die Landseite der Mangrovensümpfe anschließt und also an Lagunen und Sümpfen, aber meist auf trocknerem und minder salzhaltigem Boden vorkommt; jedoch kann sie auch unmittelbar aus dem Wasser emporwachsen. Die Palme ist fast stammlos, hat aber mächtige, 3—6 m lange, gefiederte Blätter und kann so dicht wachsen, daß man sich nur mit der Axt einen Weg durch die Vegetation bahnen kann, worin auch andere Arten, darunter solche der Mangrove, als untergeordnete Bestandteile auftreten können (Fig. 203). Analog mit dieser Vegetation ist die *Bactris*-Vegetation Südamerikas.

Schimper erwähnt *Nipa* zuerst mit den Arten der Mangrovenvegetation, kurz darauf sagt er, daß sie besser als eine eigene „Formation" aufgestellt wird, zu der er auch *Acrostichum aureum* rechnet. Schmidt[1]) trennt sie ebenfalls von der Mangrovenvegetation, rechnet sie aber zu den Sumpfgebüschen des süßen Wassers, obwohl sie auch gelegentlich in den inneren Teilen der Mangrovenvegetation auftreten kann. Auch *Acanthus ilicifolius* gehört nach ihm nicht zur Mangrove.

47. Kap. **Halophytische Landvegetation**

Nachdem im Vorhergehenden die Vereine von in Salzwasser untergetauchten Pflanzen und die Vereine der Salzsümpfe besprochen worden sind, kommen wir jetzt zu der Vegetation, die auf Böden wachsen, wo Land und Meer sich begegnen, also zu den auf salzhaltigem Boden des trockneren Landes, auch des Binnenlandes, vorkommenden Pflanzenvereinen, welche ständig oder doch meist dem Luftleben ausgesetzt sind und höchstens in kurzen Zeiträumen von salzigem Wasser bedeckt sind (Terrestrische Vegetation).

Salzreicher Boden kommt auf der Erde an mannigfaltigen Stellen vor, nämlich: längs den Küsten aller Ozeane und den Ufern salziger Binnenseen, an Salzquellen, die aus der Erde hervorbrechen (z. B. an vielen Stellen Mitteldeutschlands)[2]) und in den inneren, regenarmen Teilen namentlich der großen Kontinente vermutlich z. T. auf altem, trocken gelegtem Meeresboden, der vom Regen nicht ausgewaschen werden konnte. Nach Bunge gibt es 9 solcher großen Salzgebiete, wovon jedes einzelne seine floristischen Eigentümlichkeiten hat: das Tiefland Australiens, die Pampas, innere Teile von Nordamerika, westliches Mittelmeergebiet, östliches Mittelmeergebiet, Südafrika, Gebiet des roten Meeres, Gebiet des kaspischen Meeres, Zentralasien. Die Salze, um die es sich hier handelt, sind besonders Kochsalz, Gips und Magnesiasalze.

---

[1]) Schmidt 1903.

[2]) Vergl. Ascherson 1859 und später; Petry 1889.

Die Einwirkungen des Salzes sind nicht nur auf die in nächster Nähe der Meere liegenden Areale der Küsten beschränkt, wo Brandung und Hochwasser den Boden mit Salz durchtränken können, oder wo das Grundwasser in geringer Tiefe salzig ist; sondern Salzpartikel werden auch von den Stürmen recht weit in das Land hineingeführt. So hat z. B. Frödin gefunden, daß an der schwedischen Westküste bei dem Gebirge Kullen Salz in einer Höhe von 95 m und in einem Abstande von 500 m vom Meere nachweisbar war, daß weiter nördlich, dem Skagerak gegenüber, der Einfluß zu wenigstens 3 km vom Strande reichte[1]). Innerhalb dieses Gürtels hatten viele Pflanzen einen ungewöhnlich großen Gehalt an Chlor, und dieser reichte hin, um den Pflanzen eine deutlich xerophytische Ausbildung zu geben; der Boden wurde in höherem Grade physiologisch trocken. Auch an der Westküste Jütlands nimmt man in starken landeinwärts wehenden Stürmen die Salzpartikel in der Luft viele hundert Meter vom Meere wahr, der Nebel ist salzig und die Pflanzen können salzig schmecken.

Die Menge des Salzes ist recht verschieden. Nach Kearney finden sich typische Salzpflanzen auf Sandstrand mit 0,003—0,15°/o Salz, aber an Salzwiesen kann 0,29—2,6°/o vorkommen und in den Salzwüsten im Innern von Nordamerika 3—3,5°/o.

Überall, wo der Boden salzreich ist, erscheint eine ganz besondere Vegetation, die nur von einigen wenigen, bestimmten Familien zusammengesetzt wird und deren Formen in morphologischer und in anatomischer Hinsicht eigentümlich sind.

Eine bestimmte Anreicherung von löslichen Salzen muß stattgefunden haben, ehe eine halophytische Vegetation in die Erscheinung tritt; die Natur des Salzes erscheint dabei einigermaßen indifferent; die Vegetation stimmt in allen wesentlichen Teilen, z. B. unter folgenden Standortsbedingungen überein[2]): Die Salzstellen von Ungarn werden durch kohlensaures Natron beeinflußt, die von Siebenbürgen durch Soda-Chlorid; bei Budapest an den Bittersalzquellen sind die Salze Soda- und Magnesia-Sulphate. Die schädliche Wirkung der einzelnen Salze unterscheidet sich sehr stark[3]).

Die Salzpflanzenvegetation ist gegen klimatische Einwirkungen in hohem Grade unempfindlich, z. B. gegen die Höhe über dem Meere; überall, in allen Weltteilen und Klimaten und in allen Höhen, die sie erreichen kann, hat sie dasselbe Gepräge. Gewisse Arten haben sogar eine sehr weite Verbreitung, z. B. *Salsola kali* (in vielen Gegenden wie meist in Mitteleuropa kein Halophyt, sondern ausgeprägter Sandbewohner)

[1]) Frödin 1912.
[2]) Bernátsky 1905.
[3]) Kearney u. Cameron 1902.

und *Glaux maritima*, die nicht nur an den Küsten von Nordwesteuropa, selbst an der regnerischen Küste Norwegens, sondern auch auf den Salzsteppen von Tibet vorkommen; *Salsola* ist in Nordamerika auf Getreidefeldern ein lästiges Unkraut geworden.

Für die Vegetation auf Salzboden ist ferner gemeinsam, daß die Flora sehr dürftig und der Bestand meist sehr offen ist. Die ausschließende, für viele Pflanzen giftige Wirkung des Salzes wurde schon S. 98 behandelt. Es sei noch hinzugefügt, daß die Austrocknungsfähigkeit des Bodens eine Rolle spielt, indem eine geringe (angeblich 1 %) Salzmenge alle anderen Pflanzen außer den Halophyten vertreiben kann, wenn er leicht ausgetrocknet ist, während, wenn dieses nicht der Fall ist, 2—3 % Salz erforderlich sind. Schweinfurth beobachtete noch Weizenbau auf Boden, dessen Wasser 3 % Salz enthielt, wenn der Boden dauernd feucht blieb.

Folgende Familien sind salzliebend: Chenopodiaceae, Aizoaceae, Plumbaginaceae, Portulacaceae, Tamaricaceae, Frankeniaceae, Rhizophoraceae und Zygophyllaceae. Außerdem sind folgende oft auf Salzboden vertreten: Cruciferae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, Cyperaceae, Gramina, Malvaceae, Primulaceae, Asparagoideae, Compositae u. a. m.

Ausgeprägt salzfliehend sind z. B. Betulaceae, Fagaceae, Piperaceae, Urticaceae, Rosaceae, Ericaceae, Araceae usw. Auch Moose und Flechten gedeihen auf Salzboden nicht.

Lebensformen und deren Anpassungen[1])

Biologische Eigentümlichkeiten. In der Salzvegetation treten sowohl ein- als auch mehrjährige Kräuter, ebenso Halbsträucher, Sträucher und Bäume auf. Die Anzahl der einjährigen Arten scheint groß zu sein; so sind nach Masclef[2]) von den 35 an Salzboden gebundenen Arten Nordfrankreichs 20 Arten mehrjährige, halb verholzende Kräuter, die übrigen, also fast die Hälfte, einmal blühende Arten. Der Grund für die verhältnismäßig große Menge dieser Arten ist nicht ganz klar; wahrscheinlich wird sie nur mittelbar dadurch hervorgerufen, daß die Salzbodenvegetation gewöhnlich sehr offen ist und also solchen Arten Platz bietet.

Eigentümlichkeiten des Baues. Schon früher (Kap. 37, S. 312) wurde auf eine gewisse Übereinstimmung in dem äußeren und dem inneren Bau der Halophyten und Xerophyten hingewiesen. Im folgenden genannte, bei den Xerophyten auftretende, morphologische und

[1]) Hierzu kann verglichen werden: Areschoug 1902; Börgesen u. Paulsen 1900; Diels 1898; Harshberger 1908, 1909; Warming 1897, 1906; Börgesen 1909; Chermezon 1910; Miss B. D. Cross 1910.

[2]) Masclef 1888.

anatomische Eigentümlichkeiten kommen auch hier vor[1]). Der Grund hierzu ist vermutlich, daß Salz den Boden physiologisch trocken macht.

Das augenfälligste Kennzeichen der Salzpflanzen ist, daß die allermeisten Succulenten sind: Die meisten Arten sind Blattsaftpflanzen (Grisebachs Chenopodeenform), einige sind Stammsaftpflanzen, z. B. *Salicornia* und *Carralluma*-Arten (Asclepiadacee). Die Blätter sind dick, fleischig und hell, ganzrandig, mehr oder weniger durchscheinend. Vergl. Fig. 14, 16. Blatttypen tropisch amerikanischer Halophyten sind Fig. 106, S. 224 abgebildet. Dies wird teils durch den großen Saftreichtum der Zellen und deren geringeren Reichtum an Chlorophyll, teils durch die kleineren Intercellularräume verursacht. Es ist eine alte Erfahrung, daß gewisse Arten sowohl in einer saftreichen, dickblättrigen Strand- oder Salzvarietät, als auch in einer dünnblättrigen Landform auftreten (Beispiele *Lotus corniculatus*, *Geranium Robertianum*, *Convolvulus arvensis*, *Matricaria inodora*, *Hieracium umbellatum*, *Solanum dulcamara* u. a.). Kulturversuche[2]), wie man sie auch vielfach in den botanischen Gärten beobachten kann, zeigen gleichfalls, daß gewisse Salzpflanzen auf einem gewöhnlichen, salzarmen Boden dünnere Blätter erhalten und auch andere Kennzeichen verlieren (*Cakile maritima*, *Cochlearia officinalis*, *Salicornia herbacea*, *Spergularia media*, *Salsola soda* u. a.), während sich andere Arten nicht oder doch weniger verändern, und daß umgekehrt gewisse Arten der Landpflanzen bei Kultur auf Salzboden (Begießen mit Chlornatrium-Lösung) dickblättriger werden (z. B. *Lotus corniculatus*, *Plantago major*, *Convolvulus arvensis* u. a.). Diese Dickblättrigkeit wird besonders durch eine Vergrößerung der Zellen des Mesophylls bewirkt; diese werden groß und rundlich; namentlich die inneren sind arm an Chlorophyll, werden sehr hell und bilden bei einigen ein echtes Wassergewebe (Fig. 95, 131, 129). In einigen Fällen tritt bei zylindrischen Organen ein typisches Wassergewebe auf und wird von einem Palissadengewebe umgeben, z. B. bei *Salsola kali*[3]), *Batis maritima*[4]) und in dem Stengel von *Salicornia*[5]); in anderen Fällen findet es sich auf der Unterseite. Schleimzellen kommen auch, wie bei den Xerophyten, zur Entwicklung. Bei einigen Arten schließen sich an die Nervenenden Speichertracheïden mit Spiralfasern oder dieselben sind im Mesophyll isoliert, ohne Verbindung mit den Nerven (bei *Salicornia*-Arten, *Frankenia*, *Statice*, *Limoniastrum* u. a. Nach Duval-Jouve führen sie bei *Salicornia* bald Wasser, bald Luft[5]). Die Wanddicke und die Kutiku-

[1]) Warming 1897, 1906; Schimper 1891; Kearney 1900.

[2]) Batalin 1884; Lesage 1890; Boodle 1904.

[3]) Areschoug 1878.

[4]) Figur bei Warming 1890, 1897.

[5]) Duval-Jouve 1868; Volkens 1887; Warming 1906 (Fig. 77—84); Hultberg; Chermeson 1910.

larisierung der Epidermis sind bei den Succulenten nicht bedeutend; dies ist bemerkenswert und könnte darauf hindeuten; daß die Luft des Standortes selten sehr trocken sei, hängt aber wahrscheinlich damit zusammen, daß der Schutz gegen Verdunstung auf andere Weise erreicht wird. Ausnahmen zeigen jedoch der Saxaulbaum u. a. Wüstenpflanzen.

Miß Ann C. Halket[1]) hat durch Experimente gefunden, daß die Oberhaut bei *Salicornia* und *Suaeda* einen so großen osmotischen Druck hat, daß sie nicht nur süßes Wasser, sondern auch salziges hindurchläßt und daß dieses während der Zeit der Flut die Pflanze mit Wasser versorgen muß; das Wurzelsystem ist nur unbedeutend.

Die Spaltöffnungen liegen auf beiden Seiten und, nach den vorhandenen, nicht zahlreichen Untersuchungen der eigentlichen, succulenten Salzpflanzen aus der Strandvegetation, gewöhnlich in dem oder ungefähr in dem Niveau der Oberfläche, nicht eingesenkt.

Ferner ist das Palissadengewebe der Salzpflanzen mächtig. Lesage[2]) hat durch Versuche gezeigt, daß die einzelnen Zellen höher werden, daß oft auch Querteilungen stattfinden; das Salz wirkt morphologisch ungefähr ebenso wie Sonnenlicht. Die Blätter sind häufig isolateral (über die Anatomie siehe Warming, Chermezon, Harshberger 1909).

Die Intercellularräume werden klein (Lesage).

Die succulenten Salzpflanzen haben in der Regel eine dunkelgrüne Farbe, die später oft in Gelbgrün oder Rot übergeht; wenn alles andere durch die Sonne verdorrt worden ist, bilden sie auf salzhaltigem Boden, z. B. in gewissen Steppen um das kaspische Meer, das einzige Grün, dem das Auge begegnet. Lesage hat durch Versuche nachgewiesen, daß der Chlorophyllgehalt durch vermehrten Salzgehalt bisweilen abnimmt, indem die Chlorophyllkörper kleiner oder weniger zahlreich werden. Damit scheint die von Griffon[3]) gefundene Tatsache, übereinzustimmen, daß bei derselben Art die assimilatorische Tätigkeit geringer ist bei der an salzhaltigen Stellen lebenden Form als bei der gewöhnlichen.

Wachsüberzüge findet man bei recht vielen Arten, die dadurch eine bläuliche und matte Farbe erhalten (*Eryngium maritimum, Triticum junceum, Elymus arenarius, Crambe maritima, Mertensia maritima, Glaucium flavum, Spinifex squarrosus* u. a.).

Die meisten Salzpflanzen sind kahl. Einige Arten sind jedoch behaart, aber seltener weichhaarig oder grauhaarig (*Kochia hirsuta, Senecio candicans*). Die behaarten Salzpflanzen sind gewiß besonders Sand- oder Felsenpflanzen; oft haben sie besondere Wasser-

[1]) Halket 1911.
[2]) Lesage 1890.
[3]) Griffon 1898.

haare (S. 250), deren große, kugelige, dünnwandige, perlenähnliche, mit Saft erfüllte Endzellen („Mehl") abfallen oder die zu einer mattgrauen Decke einschrumpfen (*Atriplex*-Arten, *Obione portulacoides*, *Mesembrianthemum*)[1]).

Die Verholzung ist im ganzen gering, namentlich bei den succulenten, und hierin besteht eine Abweichung gegen die Xerophyten. Es gibt zwar mehrere dornige Arten, meist mit Blattdornen (*Salsola kali*, *Eryngium maritimum*, *Echinophora spinosa*, *Carthamus lanatus* u. a.); diese Arten sind jedoch vielleicht an Sandboden gebunden, dem dann das Auftreten der Dornen zugeschrieben werden müßte. Steinzellen kommen bei einigen im Mesophyll vor, doch wohl besonders bei Holzpflanzen der Salzwüsten und sandigen Strandgebüschen, welche weniger halophil sind.

Die äußere Form der Halophyten. Hier sei zunächst erwähnt, daß die Höhe der Pflanzen nach Versuchen von Lesage bei gewissen Arten, z. B. bei *Lepidium sativum*, auf Salzboden abnimmt. Die Halophyten erreichen in der Regel ebenfalls weder eine große Höhe noch einen großen Umfang. Auch aus Versuchen Stanges[2]) und anderer geht hervor, daß konzentrierte Nährlösungen (nicht nur von Kochsalz, sondern auch von Salpeter und Glycerin) das Längenwachstum hemmen, während das Dickenwachstum nicht immer größer wird. Auffällig ist, daß manche einjährige Ackerpflanzen auf dem salzigen Schlick der Nordseeküste in Zwergformen auftreten, die nur wenige Blätter und oft nur eine Blüte resp. Frucht erzeugen; am auffälligsten war dies an *Sinapis alba*, deren fruchtende Pflänzchen z. T. noch die Keimblätter besaßen.

Die Blätter. Weiter findet man bei den Halophyten dasselbe Bestreben nach Oberflächenverminderung wie bei den Xerophyten; es zeigt sich namentlich darin, daß die Blätter klein bleiben (s. Fig. 106, S. 224). Versuche von Lesage zeigen, daß viel Salz im Boden die Blätter kleiner und gleichzeitig dicker macht. Oft sind sie linealisch und halbstielrund (*Suaeda*, *Portulaca*, *Salsola* usw.); die spatelförmige und die längliche Form sind sehr häufig[3]). Die Blätter sind selten eingeschnitten, sondern gewöhnlich ungeteilt und ganzrandig. Einige Pflanzen sind schuppenblättrig, z. B. *Tamarix* (s. Fig. 101 *C*, 125); andere werden fastblattlose Stammsaftpflanzen, z. B. *Salicornia*, *Halocnemum*, *Arthrocnemum*, *Haloxylon*; oder sie bleiben saftarm, wie *Ephedra* und *Casuarina*.

[1]) Anderen Blattbau vergl. Warming 1897, 1906, Harshberger 1909, Chermezon 1910, Miss Cross 1910.

[2]) Stange 1892.

[3]) 16 Abbildungen vergl. bei Warming 1897 (trop.-amerikan. Typen).

